

ENTWURF EINER CELLULARPHYSIOLOGIE.

II.

Die physiologischen Reize.

§. 10.

Bei der Ermittlung physiologischer Reize, die bestimmt sind, ein Organ zu der functionellen Thätigkeit anzuregen, kommen dreierlei Wege in Betracht.

Man kann sich einmal den Anhängern der Automatie anschliessen, welche die Frage nach physiologischen Reizen dadurch umgehen, dass sie annehmen, in den Ganglien dieses oder jenes Organes finde aus uns unbekannten Gründen die Erregung der zu den betreffenden Arbeitsorganen abgehenden Nervenfasern statt.

Andere betrachten Stoffe, die in den Körper gelangen oder sich im Körper bilden, als reizende Agentien.

Ein dritter Weg, physiologischen Reizen nachzuforschen, ist der, dass man sich nach Vorgängen umsieht, welche im lebenden Körper selbst oder durch seine Berührung mit der Aussenwelt entstehen und geeignet sind, Nervenreize hervorzurufen.

Was die Annahme der Automatie betrifft, so verweise ich auf das 2^{te} Heft dieser kritischen Beiträge.

Dass auch in den Stoffen das physiologische Agens für Nerven-erregung nicht liegt, hoffe ich durch Folgendes darzuthun.

Betrachten wir zunächst die in den Körper einzuführenden Stoffe, die Nahrungsmittel und den Sauerstoff.

Man hat, da die Athembewegungen eine Aufnahme von Sauerstoff ins Blut bewirken, in dem Sauerstoff des Blutes den Reiz für das Athmungscentrum suchen wollen. Durch eine künstliche Respiration können wir das Blut mit Sauerstoff überladen; eine erhöhte Reizung des Athmungscentrums stände also zu erwarten; statt dessen treten die Respirationsmuskeln nach einander, zuletzt sämmtlich ausser Thätigkeit. In dem Sauerstoff des

Blutes kann also die Ursache der Reizung des Respirationsapparats nicht gefunden werden.

Auch können wir die Auffassung nicht theilen, dass die Frage nach der Ursache der fortwährenden rythmischen Athembewegungen mit der Frage nach der Ursache der ersten Athembewegung des geborenen Kindes zusammenfalle, und dass die Lösung beider Fragen sich um den Sauerstoff drehe. Es soll sich der Thorax des Kindes, so wie er die Geburtswege verlässt, und dadurch der bisher auf ihn ausgeübte Druck aufhört, ausdehnen; „es dringt Luft in die bisher atelectatischen Lungen; das dieselben durchströmende Blut gelangt mit aufgenommenem Sauerstoff zur *medulla oblongata* und bewirkt den ersten Athemzug, und indem dieser dem Blute wieder Sauerstoff zuführt, dauert die Reizung fort, und es muss stets geathmet werden.“

Allerdings erleidet der Thorax beim Passiren der Geburtswege einen nachher aufhörenden Druck. Da der Brustkorb aber keine elastischen Kräfte besitzt, vermöge deren er von selbst sich erweitert, sondern die elastischen Kräfte das Bestreben haben, den Thorax in seiner foetalen Stellung zurückzuhalten, so nimmt der Thorax beim Verlassen der Geburtswege die foetale Stellung, die auch bei noch so heftigem Druck der Geburtswege nur minimal verändert werden kann, wieder ein. Eine Erweiterung des Thorax wird nur durch Muskelzug bewirkt. Hätten die elastischen Kräfte des Thorax die Neigung, denselben zu erweitern, so würde die Erweiterung sowohl bei todtgeborenen, wie bei lebenden Kindern eintreten, und zwar stets unmittelbar nach der Geburt, während wir oft längere Zeit verstreichen sehen, ehe bei lebenden Kindern die Erweiterung des Thorax, der erste Athemzug stattfindet.

Auch bei Todtgeborenen müsste die Atelectase verschwunden, das Lungengewebe lufthaltig sein; und was würde die Lungenprobe für einen Werth haben, wenn diese Auffassung richtig wäre. Da also der Thorax sich beim Verlassen der Geburtswege nicht von selbst ausdehnt, die Lungen nicht von selbst lufthaltig werden, so kann auch kein Sauerstoff in das Blut eindringen; es kann kein in den Lungen aufgenommener Sauerstoff zur *medulla* gelangen und den ersten Athemzug bewirken.

Auch die Auffassung, dass ein Stoff, der im normalen Blute an Sauerstoff gebunden sei, beim Freiwerden die Eigenschaft eines Reizes für das respiratorische Centralorgan enthalte, können wir nicht theilen. Denn da das foetale Blut auch sauerstoffhaltig ist, so ist nicht zu erkennen, warum der das Athmungseentrum reizende Blutbestandtheil im Foetus nicht frei werde und die zugeschriebene Wirkung nicht hervorrufen sollte. Da das foetale Blut aus dem Mutterblut seine Stoffe bezieht, so ist ein Fehler

dieses reizenden Bestandtheils doch wohl nicht anzunehmen. Eine Vorrichtung in der *placenta*, dazu bestimmt, dem foetalen Blute den mütterlichen Sauerstoff ohne die reizende Zugabe zu überliefern, ist bis jetzt noch nicht nachgewiesen.

Ferner widerspricht der Annahme eines an Sauerstoff gebundenen reizenden Stoffes der Umstand, dass gerade bei Sauerstoffverarmung des foetalen Blutes vorzeitige Athembewegungen eintreten. Es hätte also eine Abnahme der Reizung eine gesteigerte Thätigkeit zur Folge.

Ebensowenig wie im Sauerstoff können wir in anderen Stoffen des Blutes einen physiologischen Reiz erblicken. Wir wissen, dass bei dem Gebornen gleichzeitig mit der Aufnahme von Nahrungsmitteln eine erhöhte Thätigkeit des linken Ventrikels, ein Steigen des Blutdruckes, — kurz Erscheinungen eintreten, welche man in ihrer Gesamtheit als Verdauungsfieber bezeichnet.

Der Foetus bezieht seine Nahrungsmittel durch Diffusion aus dem Mutterblut. Denn da zum Aufbau des Thieres (wie das Verhalten des Hühnerembryos zeigt), ausser Sauerstoff, Albuminate, Fette, Salze etc. nothwendig sind, die einzige Bezugsquelle dieser Substanzen aber das die *placenta materna* passirende Blut ist, so muss ein Uebergang dieser Substanzen aus dem Blut der Mutter in das des Foetus eintreten. Die physicalische Vorbedingung dieser Placentarresorption ist eine Ungleichheit der diffundirenden Blutmassen an Nahrungsstoffen; das Blut der Nabelarterien muss weniger Albuminate, Fette und desgleichen enthalten, als das arterielle Mutterblut. Wenn nach der Verdauung der Mutter das Blut reicher an Nahrungsmitteln geworden ist, so muss naturgemäss die Diffusion zwischen dem Blut des Kindes und der Mutter sich steigern. Wenn nun in diesen Stoffen ein physiologischer Reiz liegen soll, wenn das foetale Blut andauernd Nahrungsmittel aufnimmt, so müssen wir erwarten, dass ein andauerndes Verdauungsfieber des Foetus, eine andauernde Steigerung der Thätigkeit des linken Ventrikels, eine andauernde Erhöhung des foetalen Aortendruckes vorhanden sei. Ja diese Erscheinungen würden sich zu einer enormen Höhe steigern, wenn nach der Verdauung der Mutter durch Zunahme des mütterlichen Blutes an Nahrungsstoffen eine Steigerung der Diffusion einträte. Als unmittelbare Folge dieser andauernden gesteigerten Herzthätigkeit des Foetus sind wir berechtigt, eine bedeutende Hypertrophie des linken Ventrikels zu erwarten. Statt dessen finden wir das Gegentheil. Das Verhalten des linken Ventrikels wird durch die Aufnahme von Stoffen nicht im Mindesten beeinflusst, sie sei mässig stark (zwischen den Mahlzeiten der Mutter), sie sei gesteigert (während der Verdauung der Mutter). Die Muskulatur des sogenannten linken Ventrikels ist, statt die dreifache Stärke des rech-

ten Ventrikels zu übertreffen, kaum ein wenig stärker als die Muskulatur des rechten Ventrikels. Auf diese Verhältnisse werden wir weiter unten zurückkommen.

Es ergibt sich also, dass eine andauernde Aufnahme von Nahrungsstoffen, anstatt eine andauernde Steigerung der Thätigkeit des linken Ventrikels zu veranlassen, nicht im Stande ist, irgend einen nennenswerthen Einfluss auf den linken Ventrikel auszuüben. (Vergleiche §. 21.)

Aus denselben Gründen können wir auch in den Mittelgliedern der regressiven Metamorphose einen physiologischen Reiz nicht erblicken.

Es bleiben uns noch die Ausscheidungsproducte zu prüfen übrig.

Die Ausscheidungsproducte zerfallen in solche, welche in Form von aufgelösten Bestandtheilen, und in solche, welche in Gasform später entfernt werden, d. h. in die Endproducte der Albuminate, welche später in den Nieren zu Harnstoff verbrannt und ausgeführt werden, Kreatin, Kreatinin, Leucin, Tyrosin, Harnsäure und in Kohlensäure, welche später durch den Lungengaswechsel verschwindet. Wie man für den Uebergang der Blutgase den Ausdruck Placentarrespiration gebraucht hat, so gestatte man mir den Ausdruck Placentarsecretion für die Abfuhr der Endproducte, obschon beides physiologisch ganz unhaltbare Bezeichnungen sind.

Da im Foetus Endproducte producirt werden, eine Drüsen-thätigkeit der Nieren nicht existirt, eine Abfuhr der Endproducte nur in der Placenta möglich ist, so muss das foetale Blut reicher an Endproducten sein, wie das mütterliche. Denn nur unter dieser physicalischen Vorbedingung ist ein Uebergang von Endproducten aus dem Blut des Foetus in das der Mutter möglich.

Notorisch steht der linke Ventrikel, wenn auch in ganz anderer Weise, als wie von einigen Seiten (u. A. Traube) gelehrt wird, in Beziehung zur Nierensecretion (vergleiche §. 25), was schon allein durch die Hypertrophie des linken Ventrikels bei Nierenschrumpfung bewiesen wird. Wären nun die Endproducte der Albuminate, die durch die Nieren ausgeführt werden, und deren Entfernung einen Einfluss auf die Arbeitsgrösse des linken Ventrikels hat, ein physiologischer Reiz für die Ganglien der Nieren und des linken Ventrikels, so müssten wir im foetalen Leben eine erhöhte Thätigkeit der Nieren und eine erhöhte Action des linken Ventrikels erwarten.

Die Nichtexistenz dieser Functionen trotz Anhäufung der Endproducte beweist uns also, dass die Endproducte der Albuminate nicht als physiologische Reize aufgefasst werden können.

In Betreff des anderen Ausscheidungsproductes, der Kohlensäure, welche man nicht allein mit dem Respirationsapparat, son-

dern auch mit den beiden Herzpumpen in Beziehung gebracht hat, verweise ich auf das 4^{te} Heft dieser Beiträge.

Es ist nothwendig, diese Thatsachen den Humoralphysiologen unserer Tage entgegen zu halten. In der Beschaffenheit der Säfte, in der Blutmischung, in den Stoffen kann nicht der physiologische Reiz der beim Stoffwechsel des Körpers betheiligten Arbeitsorgane gefunden werden, und wir sind daher lediglich auf Vorgänge, und, da alle Vorgänge mit Veränderungen der Zellen verbunden sind, auf cellulare Vorgänge als physiologische Reize angewiesen.

§. 11.

Um Klarheit darüber zu erhalten, welche cellularen Vorgänge als physiologische Reize anzusehen sind, ist es, wie auch für die Beurtheilung pathologischer Zustände, sehr wichtig (Virchow's Cellularpathologie Seite 267), dass man dreierlei Formen der Reizung unterscheidet; ob es sich handelt „um die Verrichtung, oder um die Erhaltung, oder um die Bildung eines Theiles: Function, Nutrition, Formation.“ Von besonderer Wichtigkeit für uns ist der Unterschied zwischen einer functionellen und nutritiven Thätigkeit, wie folgende Betrachtung zeigt: die Herzbewegungen, die Athmung, die Nierenthätigkeit, die Hautfunction, die Action der zum Verdauungsapparat gehörigen Organe sind bei einem und demselben Individuum den grössten Verschiedenheiten im Laufe des Tages unterworfen. Es ist zwar richtig, dass einzelne dieser Verschiedenheiten durch den Willen bewirkt werden können; die Athmung kann willkürlich auf einige Zeit sistirt, die Tiefe und Anzahl der Athemzüge auf kurze Zeit willkürlich bestimmt werden. Aber selbst in diesen Fällen sehen wir, dass beim Nachlassen des Willens nicht gleich eine normale, sondern eine verstärkte Athmung etc. eintritt, ein Zeichen, dass unterdessen im Körper Veränderungen stattgefunden haben, welche eine Modification cellularer Vorgänge veranlassen.

In den meisten Fällen dagegen sind die Actionen der beim Stoffwechsel thätigen Arbeitsorgane nicht vom Willen abhängig. Wir haben keinen Einfluss auf die Zahl und Energie der Herzcontractionen; ebensowenig liegt die Intensität der Nierensecretion in der Machtsphäre des Willens.

Wenn wir nun sehen, dass diese Apparate jeden Augenblick die Stärke ihrer Thätigkeit wechseln können, wenn wir sehen, dass die Stärke einer mittleren Thätigkeit nicht nur vorübergehend, sondern dauernd vermindert und vermehrt werden kann, so müssen wir eben annehmen, dass beträchtliche Schwankungen der physiologischen Reize dieser Apparate, also beträchtliche

Schwankungen der diese physiologischen Reize repräsentirenden cellularen Vorgänge vor sich gehen.

Vergleichen wir die nutritiv thätigen mit den functionell thätigen Zellen, so ergibt sich, dass nur letztere „durch die Eigenthümlichkeit ihrer inneren Einrichtung einer schnelleren Veränderung zugänglich sind.“

Wir müssen demnach zunächst von den Vorgängen, welche in den niederen Geweben stattfinden, absehen, da wir von der Nutrition der Binde substanz ebenso wenig wissen, wie von der Function derselben. Aehnlich verhält es sich mit den Epithelial elementen. Die Vorgänge, welche bei ihrer Nutrition oder Function eintreten, sind so minimaler Natur und so unbedeutenden Veränderungen unterworfen, dass uns eine Kenntniss dieser Vorgänge und ihrer eventuellen Modificationen noch unbekannt ist. Bewirkten diese Vorgänge wirklich physiologische Reize, so könnten dieselben nur auf zweierlei Weise auf die Arbeitsorgane einwirken. Entweder müssen die durch diese Vorgänge erzeugten Producte durch die Circulation zu den Centren der Arbeitsorgane gelangen, entsprechend der Auffassung der Humoralphysiologen, die wir bereits von der Hand gewiesen, oder aber es müsste eine directe Nervenverbindung vorhanden sein, so dass die Vorgänge das periphere Ende derselben reizten, und so reflectorisch eine Thätigkeit der Arbeitsorgane erzeugt würde. Da nun eine Nervenverbindung dieser Gewebe mit den Centren jener Arbeitsorgane nicht existirt, so können wir schon darum in den cellularen Vorgängen jener niederen Thiergewebe keine physiologischen Reize erkennen, ganz abgesehen von ihrer minimalen Bedeutung und geringen Veränderungsfähigkeit.

In gleicher Weise müssen wir (die seelischen Vorgänge sind selbstverständlich ausgeschlossen) die im Centralnervensystem stattfindenden cellularen Vorgänge ausschliessen. Von ihrem Stoffwechsel wissen wir ebenso wenig, wie von dem Stoffwechsel der Binde substanz und der Epithialelemente. Sie sind die Mittelglieder zwischen den physiologischen Reizen und den Arbeitsorganen.

Es bleiben uns demnach nur die Vorgänge in drei Geweben als Quellen physiologischer Reize übrig: die Vorgänge in den Muskelzellen, Drüsenzellen und Blutzellen.

Indessen auch hierbei ist unsere Auswahl nur eine beschränkte. Bei vielen Drüsen und vielen Muskeln ist einmal ein Zusammenhang mit den Centren nicht nachgewiesen, und zweitens hat ihre Thätigkeit ein zu locales Interesse, als dass wir ihnen einen Einfluss auf die Centren der Arbeitsorgane zuschreiben können; so z. B. den *arrectores pilorum* der Haut, den in die Haarbälge einmündenden Talgdrüsen, den glatten Muskelfasern der Gefässe,

den Schleimdrüsen des Respirations- und Digestionsapparats etc. etc. Wir können wohl von einer localen Bedeutung dieser Organe sprechen; wir können ihren localen Nutzen angeben, aber die Thätigkeit derselben erscheint doch immer höchst untergeordneter Natur, und ihr Vorhandensein oder ihre Nichtexistenz interessirt weniger das Befinden des Gesamttorganismus, als das Verhalten des Organs, an dem sie thätig sind.

Es bleiben uns nur noch fünf Vorgänge übrig, in denen wir physiologische Reize suchen können.

1) Der Lungengaswechsel, d. h. die functionelle Restitution der Blutzellen in den Lungen, wodurch der Gasgehalt des Blutes zur Norm zurückgeführt wird.

2) Die Perspiration der Haut; durch diese werden die Blutzellen in Bezug auf Temperatur und Wassergehalt functionell restituirt.

3) Die secretorische Thätigkeit der drüsigen Apparate des Darmkanals (functionelle Restitution der Blutzellen in Betreff der Nahrungsmittel).

4) Die secretorische Thätigkeit der Nieren (functionelle Restitution der Blutzellen mit Bezug auf Endproducte der Albuminate).

5) Der Muskelstoffwechsel (functionelle Thätigkeit der Blutzellen beim Passiren des Muskelgewebes).

Ich greife dem Gange unserer Deduction vor, wenn ich von diesen fünf cellularen Vorgängen angebe, für welche Organe sie als physiologische Reize wirken.

Für den respiratorischen Circulationsapparat, für die Saug- und Druckpumpe der Athmung, wirkt als physiologischer Reiz der Lungengaswechsel.

Für die gemeinsame Muskulatur beider Ventrikel (Herz der Fische und der nackten Amphibien), die ich als nutritiven Circulationsapparat bezeichne, liegt der physiologische Reiz in der functionellen Thätigkeit der Blutzellen im Muskelgewebe. Da der Muskelstoffwechsel aber wesentlich gesteigert wird durch die Perspiration, indem die Erregung der sensibeln Hautnerven den Tonus der gesammten Körpermusculatur erhöht, so ressortirt der physiologische Reiz des nutritiven Circulationsapparats auch indirect von der functionellen Restitution der Blutzellen in der Haut.

Ebenso hat die besondere Museulatur des linken Ventrikels, die ich als secretorischen Circulationsapparat bezeichne (weil er aus dem Verdauungsapparat und den Nieren seine Erregungsnerven erhält), zwei physiologische Reize; einen andauernden, die Nierenthätigkeit (Hypertrophie des linken Ventrikels bei Nierensehrumpfung), und einen periodischen, die Thätigkeit der Drüsen des Verdauungsapparats (Verdauungsfieber; Hypertrophie bei Schlemmern und Potatoren).

§. 12.

Welche Eigenschaften muss ein physiologischer Reiz der Arbeitsorgane des Stoffwechsels haben?

Wenn wir die Selbsterregung der Ganglien der genannten Organe, des respiratorischen, nutritiven und secretorischen Circulationsapparates, sowie des Verdauungsapparates und der Nieren nicht annehmen konnten, wenn wir die directe Reizung der Ganglien durch Stoffe von der Hand wiesen und nur fünf Vorgänge fünf Formen cellularer Thätigkeit als physiologische Reize gelten lassen, die entfernt von den Centren der Arbeitsorgane stattfinden, so stellt sich als erste Anforderung die Nothwendigkeit heraus, dass der Ort, wo der physiologische Reiz entsteht, durch centripetale Fäden mit den Centren verbunden sei; gerade so, wie wir an den Sinnesorganen beobachten, dass Vorgänge der Aussenwelt, die Lichtwellen, die Schallwellen, die Geruchsempfindungen den betreffenden Centren dadurch übermittelt werden, dass von dem Ort, wo die Erregung stattfindet, centripetale Fäden zu den Centren verlaufen und erst durch Vermittelung dieser (*Opticus*, *Acusticus* und *Olfactorius*) die physiologischen Reize den Ganglien zugeführt werden. Wir können demnach nur den cellularen Vorgängen im Gebiet des Stoffwechsels die Eigenschaft eines physiologischen Reizes zuschreiben, welche eine directe Verbindung mit den Centren der Arbeitsorgane haben.

Der von uns prätendirte Reiz der Athembewegungen, der Lungengaswechsel, findet in dem Lungengewebe selbst statt; die Ganglien, aus denen die motorischen Fäden zu den Athemmuskeln abgehen, befinden sich in der *medulla oblongata*. Eine Verbindung zwischen beiden ist nur durch centripetale Nervenfasern möglich; das sind die Lungenfasern des herumschweifenden Nerven.

Einer der von uns prätendirten Reize des Muskeltonus und dadurch auch des nutritiven Circulationsapparats, ist die Perspiration der Haut, d. h. die functionelle Restitution der Blutzellen in Bezug auf Wärme und Wassergehalt. Dieselbe findet entfernt vom Orte des Muskelstoffwechsels statt, und haben Experimente den Zusammenhang beider durch sensible Hautnerven festgestellt.

Der zweite Reiz des nutritiven Circulationsapparats liegt im Muskelstoffwechsel selbst. Sowohl von dem Orte der Perspiration, als auch von dem des Muskelstoffwechsels führen sensible Nerven zu den Ganglien, aus denen motorische Fäden zu den Muskeln gehen. Auch das ist durch Experimente festgestellt. Von diesen Ganglien nun führen intercentrale Fäden, welche von der *medulla oblongata* auf der Bahn des *vagus* verlaufen, zu den Herzganglien. Dies zu beweisen, ist Sache der vergleichenden

Physiologie, und verweise ich auf §. 22 und 26. Direct durch Experimente diese Leitung zu finden, liegt, soweit unsere bisherigen Erfahrungen über die Experimente an der *medulla* reichen, ausserhalb des Bereichs der gegenwärtigen Experimentalphysiologie. Wir sind auf die Analogie mit dem weit durchsichtigeren und dem Experiment zugänglicheren respiratorischen Circulationsapparat verwiesen.

Der vierte physiologische Reiz, die Thätigkeit der Drüsen des Verdauungsapparats zeigt Verbindungen mit den Ganglien, aus denen die Secretionsnerven abgehen, und dass von diesen aus durch intercentrale Fäden mit den Ganglien der besonderen Muskulatur des linken Ventrikels eine Verbindung bestehen muss, zeigt ebenfalls die vergleichende Physiologie (siehe §. 25), welche durch das unter dem Namen „Goltzseher Klopffversuch“ bekannte Experiment unterstützt wird. Die centripetalen Drüsenerven sind analog den sensibeln Muskelnerven aufzufassen. Werden sie zur Zeit der Verdauung erregt, so erzeugt ihre Reizung reflectorisch eine starke secretorische Thätigkeit, während die Verbindung der Drüsenganglien mit dem Herzen durch intercentrale Fäden eine gesteigerte Action des linken Ventrikels und eine Steigerung des Aortendrucks erwirkt.

Bei dem fünften physiologischen Reiz, der Nierensecretion, müssen wir analoge Verbindungen annehmen, und wirkt derselbe nicht periodisch, wie der vorige, sondern andauernd. Wirkt er andauernd und in grosser Stärke ein, wie bei Schrumpfung eines Theiles der Nieren, so hypertrophirt die besondere Muskulatur des linken Ventrikels, während im foetalen Leben, wo Nieren- und Verdauungsthätigkeit nicht vorhanden ist, der secretorische Circulationsapparat wie der respiratorische in absoluter Unthätigkeit verharret.

Die von den Ganglien des Verdauungsapparates und der Nieren abgehenden intercentralen Fäden steigen aufwärts und führen ebenfalls auf der Bahn des *vagus*, entgegenlaufend den Lungenfäden und neben den Fäden zur gemeinsamen Muskulatur, zur besonderen Muskulatur des linken Ventrikels, zum secretorischen Circulationsapparat.

Wenn auch ein Theil dieser Verbindungen sich direct anatomisch noch nicht hat nachweisen lassen, so sind dieselben doch eine physiologische Nothwendigkeit. Physiologisch lassen sie sich beweisen. Es hypertrophirt z. B. der secretorische Circulationsapparat bei einer Nierenschrumpfung, weil in dem nicht untergegangenen Theil der Nieren durch übermässige Thätigkeit der allmählig hypertrophirenden Epithelien eine abnorme Reizung der Endigungen der centripetalen Nerven, also eine Steigerung der physiologischen Ursache der Action des linken Ventrikels eintritt.

Ein Blick auf den Foetus genügt, um die Richtigkeit unsere Anschauung nachzuweisen. Von den fünf physiologischen Reizen der drei Circulationsapparate ist im Foetus nur einer vorhanden der Muskelstoffwechsel. Dem entsprechend ist auch nur der nutritive Circulationsapparat, die gemeinsame Muskulatur beider Ventrikel, in Thätigkeit. Der respiratorische Circulationsapparat sowohl wie der secretorische sind in Ruhe. Letzterer macht nur durch die Action der gemeinsamen Muskulatur beider Ventrikel gezwungen, passive Bewegungen mit. Die Vorgänge, welche das Analogon des Lungengaswechsels, der Darm- und Nierenthätigkeit bilden, die sogenannte Placentarespiration, Resorption und Secretion können nicht als physiologische Reize wirken, da die Placenta nervenlos ist, und sie keine Verbindungen mit den betreffenden Centren der Arbeitsorgane haben.

Eine zweite nothwendige Eigenschaft eines physiologischen Reizes der Arbeitsorgane ist die, dass die Vorgänge proportional sind der Energie des Stoffwechsels, und zu einander in einem constanten Verhältnisse stehen, eine Nothwendigkeit, die sich leicht beweisen lässt. Die drei Circulationsapparate arbeiten an zwei von einander vollständig getrennten Strombahnen, der Aorta und Pulmonalarterie. Wir wissen, dass in der Zeiteinheit gleiche Blutmassen durch beide Kreislaufhälften gehen. Da nun die gemeinsame Muskulatur beider Ventrikel (der nutritive Circulationsapparat) an beiden Stromgebieten thätig ist, der respiratorische Circulationsapparat an der Pulmonalarterie allein, der secretorische Circulationsapparat (die besondere Muskulatur des linken Ventrikels) nur am Aortensystem arbeitet, so ist klar, dass ein Kreislauf nur möglich ist, wenn die drei Circulationsapparate proportional arbeiten. Wenn aber diese drei Arbeitsorgane einander proportional arbeiten sollen, so müssen die physiologischen Reize welche die Arbeitsgrösse der Apparate bestimmen, in einem constanten Verhältniss zu einander stehen; die Stärke des einen muss sich nach der Stärke des andern richten.

Wenn wir nun die oben genannten fünf Vorgänge mit einander vergleichen, so sehen wir auf der einen Seite den Muskelstoffwechsel den anderen Vorgängen wie Ursache zur Wirkung gegenüber stehen.

Der Verbrauch im Körper wird bestimmt durch den Muskelstoffwechsel, d. h. durch die Veränderungen, welche die Blutzellen und ihre Territorien beim Passiren der Muskulatur erleiden. Sie geben Sauerstoff und Nahrungsmittel ab, nehmen Kohlensäure Endproducte der Albuminate, Wärme und Wasser auf.

Da nun von der Stärke des einen Vorgangs, des Muskelstoffwechsels, die entgegengesetzten cellularen Vorgänge (welche die functionelle Restitution der Blutzellen bezwecken), abhängen

da, je stärker die Muskelthätigkeit, desto stärker der Lungen-gaswechsel, desto grösser die Thätigkeit der Nierenepithelien, desto bedeutender der Temperaturverlust des Blutes in der Haut ist, so sehen wir, dass die von uns als physiologische Reize aufgestellten fünf Vorgänge vollkommen die nothwendige Forderung erfüllen, dass die Stärke der Reize in einem gegenseitigen Abhängigkeitsverhältnisse steht. Ja es liefert, da wir keine Vorgänge nachweisen können, welche in einem gleichen Abhängigkeitsverhältnisse stehen, dieser Umstand mit einem Beweis, dass die fünf Formen eellularer Veränderungen in der That die physiologischen Reize für die drei Circulationsorgane des Stoffwechsels abgeben.

Das Princip der gegenseitigen Regulirung von Ursache und Wirkung, welches wir im 2^{ten} Heft nicht nur an einzelnen Muskeln, sondern auch in dem Verhalten der Stärke des Lungen-gaswechsels zur Intensität der Athembewegungen nachgewiesen, erkennen wir auch im Gesamthaushalt des Organismus; ja es ist eine nothwendige Bedingung, unter der allein ein gleichmässiges Zusammenwirken der Arbeitsorgane, also das Leben möglich ist.

Die dritte Forderung, die wir an einen physiologischen Reiz der Arbeitsorgane zu stellen haben, ist die, dass er veränderungsfähig ist. Denn da wir die Athembewegung bald in frequenten und tiefen, bald in spärlichen und oberflächlichen Zügen arbeiten sehen, da die Herzactionen, die Höhe des Aortendruckes, die Beschaffenheit des Pulses in den verschiedenen Tageszeiten verschiedener Art sind, so ist es nothwendig, dass die Vorgänge, welche als physiologische Reize der Circulationsapparate angesehen werden sollen, ebenso veränderlich sind, wie die Thätigkeit der Apparate, deren Action sie bestimmen.

Ist nun unsere vorige Behauptung, dass die physiologischen Reize in einem Abhängigkeitsverhältnisse zu einander stehen, und dass der Muskelstoffwechsel den anderen physiologischen Reizen der Arbeitsorgane als Ursache zur Wirkung gegenüberstehe, begründet, so müssen wir die Richtigkeit dieser Thatsache daran prüfen, ob Veränderungen des Muskelstoffwechsels Veränderungen der physiologischen Reize der Arbeitsorgane mit sich führen. Das beste Experiment, um diese Thatsache zu constatiren, liefert uns die Unterdrückung der Perspiration der Haut; da wir zwei physiologische Ursachen des Muskeltonus kennen, den Stoffwechsel des Muskels selbst und die Perspiration, welche durch sensible Muskelnerven und sensible Hautnerven erregend auf die Ganglien einwirken, so liefert uns die Beseitigung der Perspiration durch Ueberfirnissung der Haut ein Mittel, den Tonus der Muskeln und damit ihren Stoffwechsel herabzusetzen;

da nun die physiologischen Reize der Arbeitsorgane sich nach der Stärke des Muskelstoffwechsels richten, so muss mit Abnahme des Muskelstoffwechsels die physiologische Reizung der Arbeitsorgane sinken.

Ähnliche Erscheinungen, das Sinken der physiologischen Reize, müssen wir zweitens beobachten nach Entfernung ganzer Körpertheile, z. B. bei Amputirten.

Drittens muss uns die Durchschneidung des Rückenmarks, wodurch die Muskeln gelähmt, ihr Stoffwechsel herabgesetzt wird, ähnliche Erscheinungen bieten. Die folgenden beiden Paragraphen werden uns zeigen, dass die von uns prätendirten physiologischen Reize diesen Anforderungen völlig genügen. Zunächst müssen wir indessen die cellularen Vorgänge, welche dabei eintreten, genauer betrachten.

§. 13.

„Spricht man von einem Leben der einzelnen Theile, so muss man auch wissen, worin das Leben sich äussert, wodurch es wesentlich characterisirt ist. Dieses Characteristicum finden wir in der Thätigkeit, zu der jeder einzelne Theil nach seiner Eigenthümlichkeit etwas Besonderes beiträgt, innerhalb deren er aber auch immer etwas besitzen muss, welches mit dem Leben der übrigen Theile übereinstimmt.

Wäre dies nicht der Fall, so würden wir keine Berechtigung haben, das Leben als etwas Gleichartiges, als eine gemeinsame Eigenschaft alles Organischen aufzufassen. Diese Thätigkeit (Action) des Lebens geht, so viel wir wenigstens beurtheilen können, an keinem einzigen Theile durch eine ihm etwa von Anfang an zukommende und ganz in ihm abgeschlossene Ursache vor sich, sondern überall sehen wir, dass eine gewisse Erregung dazu nothwendig ist. Jede Lebensthätigkeit setzt eine Erregung, wenn man will, eine Reizung voraus.“ (Virchow, Cellularpathologie 266.)

Die einzige Verbindung des Foetus mit der Aussenwelt ist die kindliche Placenta, und die einzige Communication mit der Aussenwelt kann nur durch die die Placenta passirenden Blutzellen stattfinden. Indem diese dort ihre functionelle Restitution erleiden, sind sie im Stande, eine „Erregung, wenn man will, eine Reizung“ auf den Zellencomplex des Foetus auszuüben, und auf diese Weise die Fortentwicklung, das Leben des Kindes zu unterhalten. Wir können also die zur Fortexistenz des Foetus nöthige Erregung der Zellen auf die functionelle Restitution der die Placenta passirenden Blutzellen zurückführen.

Die Fortexistenz des Lebens hängt hauptsächlich ab von den

den Thiercharacter bestimmenden höheren Geweben, der Nervenzelle, Muskelzelle, Drüsenzelle und Blutzelle. Es fragt sich nun: In welcher Weise vermittelt die Blutzelle, die in der Placenta ihre functionelle Restitution erleidet, durch Reizung der Nervenzelle und Muskelzelle die Fortexistenz und Fortentwicklung des Foetus?

„Das Resultat einer Erregung, oder wenn man will, einer Reizung, kann je nach Umständen ein blos functioneller Vorgang sein, oder es kann sich darum handeln, dass eine mehr oder weniger starke Ernährung des Theiles eingeleitet wird, ohne dass nothwendig die Function gleichzeitig erregt wird, oder es kann sein, dass ein Bildungsvorgang einsetzt, welcher mehr oder weniger neue Elemente schafft. Diese Verschiedenheiten werden in dem Maasse deutlicher, als die einzelnen Gewebe des Körpers mehr geeignet sind, dem einen oder dem anderen Erregungszustande zu entsprechen.“ (Cellularpathologie 268.)

Im Foetus ist der Respirationsapparat im Zustand der Nutrition, nach der Geburt im Zustande der Function. Vergleichen wir die im Zustande der Nutrition stattfindenden cellularen Vorgänge mit denen des functionellen Zustandes. Die aus der Placenta nach functioneller Restitution zurückkehrende Blutzelle muss vor der Geburt die Muskel- und Nervenzelle in eine nutritive Reizung versetzen, damit die Fortexistenz möglich wird. Denken wir uns, um die Sache anschaulich zu machen, die Blutzelle passe ein Muskelgewebe, dessen nutritive Thätigkeit dem Erlöschen nahe ist. Es wird sofort ein gegenseitiger Austausch der Stoffe eintreten; denn die Muskeln, das sauerstoff- und nahrungsbedürftigste Gewebe, besitzt eine specifische Beziehung zum Sauerstoff und ist im Stande, denselben aus chemischen Verbindungen zu trennen. Auf der anderen Seite giebt die Muskelzelle aber Kohlensäure an die Blutzelle und ihr Territorium ab. Je mehr Kohlensäure im Muskelgewebe vorhanden, also je mehr der Muskel thätig ist, desto mehr Sauerstoff wird von der Blutzelle entnommen und dafür Kohlensäure abgegeben. Je stärker aber die Nutrition der Muskelzelle, desto stärker muss die Reizung der Nervenzelle sein; denn Nervenzelle und Muskelzelle sind in einer solchen Verbindung, dass die nutritive Reizung der Muskelzelle nur durch eine Thätigkeit der Nervenzelle bedingt wird. Da aber die Thätigkeit der Nervenzelle doch auch eine Reizung voraussetzt, da wir im Foetus die Reizung in letzter Instanz auf die functionell restituirte Blutzelle zurückführen mussten, so bleibt nichts Anderes übrig, als in demselben Vorgange, dem Stoffaustausch zwischen Muskel- und Blutzelle, den physiologischen Reiz der Nervenzelle zu suchen. Die gegenseitige Einwirkung der Muskelzelle und Blutzelle aufeinander und die dadurch entstehende Ver-

änderung der Blutzelle vermittelt durch centripetale Nerven (sensiblen Muskelnerven) die Reizung der Nervenzelle.

Trifft nun eine eben ankommende Blutzelle eine im Erlöschen begriffene Muskelzelle, mit einer Nervenzelle verbunden, so wird durch die Einwirkung von Blut- und Muskelzelle auf einander eine neue Reizung des sensiblen Muskelnerven und somit eine Reizung des Ganglions eintreten. Ursache und Wirkung reguliren sich gegenseitig, wie überall im Organismus, so auch hier. Die Erregung dauert nur so lange, als der Austausch von Muskel- und Blutzelle dauert. Die Reizung des sensiblen Muskelnerven würde rasch sinken, in demselben Maasse, als die Blutzelle an Sauerstoffgehalt ab- und Kohlensäuregehalt zunähme, wenn die Blutzelle in Folge des Kreislaufs nicht baldigst durch eine andere functionell restituirte abgelöst würde; während die vorige Blutzelle einer functionellen Restitution entgegen geht. So wird eine Constanz der Wirkung erzielt.

Man sieht, wie hier die Grenzen zwischen einer functionellen und nutritiven Thätigkeit sich verwischen. Eine Reizung der Muskelzelle, functionell oder nutritiv, kann nur von einer Nervenzelle ausgehen; denn wir sehen ja bei Trennung dieses Zusammenhanges den Muskel degeneriren. Wir können also nicht sagen, dass im Foetus die Ganglien, welche zu den Muskelzellen gehören, nur nutritiv thätig sind; sie functioniren, wenn auch nur in geringem Maasse. Auch die Ganglien des Respirationsapparats functioniren, und sie müssen die Athemmuskeln erregen, wenn diese nicht zu Grunde gehen sollen. Aber zwischen dieser Erregung, welche die Muskeln nur nutritiv thätig erhält, und jenen rythmischen Entladungen, die nach der Geburt eintreten, ist ein grosser Unterschied, aber nur quantitativer Natur.

Die Muskeln des Respirationsapparats verhalten sich vor der Geburt, wie die übrigen des Körpers, mit Ausnahme der (functionell thätigen) gemeinsamen Muskulatur beider Ventrikel. Der Erregungszustand der Körpermuskulatur kann vergleichsweise bestimmt werden durch das Maass der functionellen Restitution der Blutzellen. Aus dem im §. 2 des 2^{ten} Heftes dargelegten Verhältnissen geht das Maass der functionellen Restitution deutlich hervor. Während später die ganze Blutmasse des Körpers durch Respirationseapillaren muss, geht hier nur ein Theil wieder durch Respirationseapillaren. Dieser Theil, der in der Placenta eine functionelle Restitution erleidet, giebt zurückgekehrt einen Theil seiner aufgenommenen Stoffe an die mit ihm zusammenfliessenden venösen Blutmassen ab und tauscht Kohlensäure etc. ein. Die Blutzellen, welche also wieder in das Muskelgewebe kommen, sind bei weitem nicht so restituiert, wie nach der Geburt. Sie enthalten weniger Sauerstoff und mehr Kohlensäure, zeigen also ein

Verfassung, die beim eintretenden Erstickungstode eines Athmenden heftige Muskelauctionen hervorruft.

Auf die nur nutritiv thätigen Muskeln des Foetus, selbst auf das sauerstoffbedürftigste Organ, das foetale Herz, hat diese Blutbeschaffenheit keinen Einfluss, da die Action der gemeinsamen Musculatur beider Ventrikel im Foetus (durch die Nichtexistenz eines physiologischen Reizes des Muskeltonus, der functionellen Restitution der Blutzellen in der Haut) hinter der späteren Action zurücksteht.

Da noch keine anderen peripheren Reize die Centralapparate treffen (denn es fehlen ja eine ganze Anzahl, zum Theil die ganze Musculatur, zum Theil die einzelnen Organe treffende erregende Momente), so ist die functionelle Thätigkeit der Blutzelle beim Muskelgewebe so gering, dass der foetale Circulationsapparat ohne grosse Anstrengung die nothwendige Anzahl Elemente herbeschaffen kann. Aus der unvollkommenen functionellen Restitution der zum Muskelgewebe hinzutretenden zelligen Elemente des Blutes schliessen wir direct auf eine geringere Reizung der übrigen höheren Thiergewebe.

Die Blutzelle ist die einzige Vermittlerin mit der Aussenwelt. Sie sammelt dort während ihrer functionellen Restitution Vorräthe. Kommt die Blutzelle mit der Muskelzelle in Berührung, so wirkt der gegenseitige Austausch, die Abgabe der Vorräthe an die Muskelzelle, gleichzeitig als erregende Kraft auf die zur Muskelzelle gehörende Nervenzelle. Wenn ich durch künstliche Respiration, wodurch dem Blute viel freier Sauerstoff zugeführt wird, den Gasaustausch zwischen Blutzelle und Muskelzelle unnöthig mache (indem die Muskelzelle zunächst den freien Sauerstoff verzehrt), so werden die cellularen Vorgänge zwischen der Muskelzelle und der sauerstofftragenden Blutzelle unterdrückt, und es kann daher auch kein Reiz auf die sensibeln Muskelnerven einwirken.

Es herrscht eine specifische Beziehung zwischen Muskelzelle und Blutzelle; eine specifische Beziehung zwischen Blutzelle und Nervenzelle, die bei gegenseitiger Nähe eintrete, ist dagegen nicht vorhanden und kann nicht vorhanden sein; denn das Gewebe ist doch offenbar, wenn die Wechselwirkung zwischen Muskelzelle, Nervenzelle und Blutzelle nicht gestört werden soll, das Bestimmende, welches den grössten Stoffwechsel hat, und von dessen Wichtigkeit man seit langer Zeit so überzeugt war, dass man es als das einzig thätige Element aus dem ganzen anderen Zellencomplex sonderte.

Wir können nicht annehmen, dass eine unmittelbare Einwirkung der Blutzelle auf die Nervenzelle stattfindet und dadurch der Muskelzelle die nöthige Reizung ertheilt werde; wir müssen

vielmehr diese Einwirkung als eine mittelbare bezeichnen, geleitet durch centripetale Fäden (sensible Muskelnerven); denn zu einer Einwirkung einer Blutzelle auf eine Nervenzelle genügt nicht diese oder jene Eigenschaft der Blutzelle, sondern dieser oder jener in ihr eintretende Vorgang. Die in der Haut durch Perspiration eintretende Veränderung des Blutes, eine Abgabe von Wasser, Wärme und Kohlensäure, also auch eine functionelle Restitution erzeugt eine Reizung der Endigungen der sensibeln Hautnerven und erregt dadurch die Ganglien der Körpermusculatur. Die in den Lungen durch den Gaswechsel eintretende Veränderung der Blutzellen, eine Abgabe von Wasser, Wärme und Kohlensäure und Aufnahme von Sauerstoff, eine functionelle Restitution, ein Vorgang erzeugt eine Reizung des Lungenvagus und erregt dadurch die Ganglien des Respirationsapparats. So sehen wir, dass periphere Veränderungen der Blutzellen durch centripetalleitende Nerven auf die Ganglien einwirken; dass also in den Beziehungen zwischen einer Blutzelle, Muskelzelle und Nervenzelle nur der durch den Contact zwischen dem sauerstoffbedürftigsten Organ der Muskelzelle und der Blutzelle, erzeugte Vorgang (die functionelle Thätigkeit, die Veränderung der Blutzelle) eine Einwirkung auf die Nervenzelle durch centripetale Leitung (sensible Muskelnerven) ausübt. Nicht Substanzen, sondern cellulare Vorgänge sind es, welche eine Reizung der Zellen erzeugen und die Fortexistenz unterhalten.

Wenn wir sonach auch die zum Leben nothwendige nutritive Reizung in letzter Instanz auf die in der Placenta functionell restituirte Blutzelle zurückführen müssen, so geht die Erregung doch nicht von ihr direct und allein aus, sondern die Erregung ist wechselseitig bedingt. Die Muskelzelle und Blutzelle wirken gegenseitig auf einander ein, und durch diese gegenseitige Reizung wird eine Reizung der Nervenzelle erzeugt. Diese erregt ihrerseits wieder die Muskelzelle, und durch deren Reizung wird wiederum eine weitere Veränderung der Blutzelle hervorgerufen.

Betrachten wir nun die Veränderungen, welche in den gegenseitigen Beziehungen der Muskelzelle, Blutzelle und Nervenzelle eintreten.

Ein dauernder Zustand, eine mittlere nutritive Reizung ist nur möglich, wenn keine Aenderung in den Zellen, durch deren gegenseitige Reizung der Zustand unterhalten wird, stattfindet. Eine Aenderung in den gegenseitigen Beziehungen wird häufig dadurch hervorgerufen, dass die Wanderzelle in einem anderen Zustande zur Muskelzelle hinzutritt, oder länger als gewöhnlich der Einwirkung der Muskelzelle unterliegt. Wenn die Blutzelle unvollständig restituirt zurückkehrt oder wenn die Schnelligkeit der Bewegung der Blutzellen nachlässt, so dass jede einzelne de

Einwirkung der Muskelzelle länger ausgesetzt ist, so muss nothwendigerweise Folgendes eintreten. Da die Muskelzelle in Folge ihres hohen Sauerstoffverbrauches den Blutzellen Sauerstoff entzieht und dafür die Kohlensäure, die zum grossen Theil chemisch an das Territorium der Blutzelle gebunden wird, in Verbindungen eintreten will, so findet sich bei unvollkommen stattgefundener functioneller Restitution der Blutzelle, oder bei zu langsamer Circulation, wodurch die producirte Kohlensäure weniger rasch abgeführt wird, eine Menge freier Kohlensäure vor, die unter dem Einfluss der Muskelzelle in chemische Verbindungen treten will. Die Blutzelle befindet sich also in derselben Lage, wie sie bei grösserer Thätigkeit des Muskelgewebes eintreten würde. Bei einer Zelle, welche wenig Neigung hat, Sauerstoff zu verbrauchen, ist dieser Zustand unwesentlich. So wird sich z. B. eine Bindegewebszelle gegen eine solche Beschaffenheit der Blutzelle ziemlich gleichgültig verhalten. Die Nähe der Muskelzelle dagegen wirkt in der Weise auf die Blutzelle ein, dass eine weit grössere Veränderung der Blutzelle vor sich geht, die ihrerseits eine grössere Reizung des sensibeln Muskelnerven, des Ganglions, und so reflectorisch der Muskelzelle hervorruft. Die nutritive Reizung der Muskelzelle steigt durch Einwirkung der Nervenzelle und verbraucht jetzt mehr Sauerstoff. So steigert eine Reizung die andere. Die Erregung der Nervenzelle schwillt lawinenartig an; die nutritive Reizung der Muskelzelle erreicht die zu einer functionellen Reizung nöthige Stärke; eine reflectorische Zuckung, bewirkt durch den modifieirten Stoffwechsel des Muskels selbst, ist die Folge. Die vorzeitige Zuckung der Athemmuskeln ist auf diese Weise zu erklären. Es ist eine landläufige Vorstellung, dass die Kohlensäure den Muskelstoffwechsel beeinträchtigt, und ist durch Experimente bewiesen. Aber sie wirkt erst dann lähmend, wenn Sauerstoff nicht mehr vorhanden ist. Findet sich dieser unter den obigen Verhältnissen noch in genügender Menge vor, so wirkt die Kohlensäure in hohem Grade in oben erörterter Weise erregend ein und beschleunigt den Muskelstoffwechsel. So haben wir gesehen, dass eine Veränderung eines stationären Zustandes, der in gegenseitiger Einwirkung einer Muskelzelle, Blutzelle und Nervenzelle auf einander bestand, verändert wird durch Steigerung einer cellularen Thätigkeit, indem die Beziehung der Blutzelle zu den beiden anderen Zellen eine Veränderung durch Kohlensäure erleidet, die also als pathologischer Reiz für den Muskelstoffwechsel aufgefasst werden muss,

Eine Veränderung der cellularen Einwirkung auf einander kann aber auch durch das Eintreffen eines physiologischen Reizes hervorgerufen werden. Während in dem vorigen Falle durch die Kohlensäure, durch einen pathologischen Reiz, Veränderungen in

dem Verhalten der Blutzelle gegen die Muskelzelle eintraten und so durch stärkere Erregung der Nervenzelle der stationäre Zustand verändert wurde, indem reflectorisch durch stärkere Reizung des Ganglions die gegenseitige Einwirkung der drei Zellenarten auf einander sich steigerte, so kann die Einwirkung verändernde Momente auch von anderer Seite ausgehen. Steht z. B. die Nervenzelle durch Fäden mit einem Gebiet in Verbindung, in dem reizende Proesse hervorgerufen werden, so können die dort eintretenden Vorgänge ganz ähnliche Erscheinungen reflectorisch hervorrufen, wie die Kohlensäure als pathologischer Reiz. Solche Beziehungen bestehen nun zwischen den Ganglien der Körpermusculatur und der Haut. Verlässt der Foetus den Uterus und tritt die Haut mit der Atmosphäre in Berührung, so beginnt die Perspiration. Im Mutterleibe, wo das Kind in einer gleichmässig warmen Flüssigkeit schwimmt, kann von einer Perspiration kaum die Rede sein. Wenn auch das foetale, durch die Haut eireulirende Blut eine geringe Temperatursteigerung der nächsten Wasserschichten vielleicht bewirkt, so ist doch der Einfluss, den die Blutzellen durch Wärmeverlust erleiden, gering. Die Erregung der sensibeln Hautnerven, von denen wir wissen, dass sie später den Tonus der Körpermusculatur erhöht, ist unbedeutend; ihre Einwirkung auf die Ganglien, von denen die motorischen Nerven abgehen, ist, wenn überhaupt vorhanden, nur gering. Anders dagegen verhält es sich, wenn das Kind aus dem gleichmässig warmen flüssigen Medium an die weniger warme und wenig Wasserdampf enthaltende Atmosphäre kommt. Die Blutzellen mit ihren Territorien, welche die Haut passiren, erleiden sofort einen erheblichen Verlust an Wasser und Wärme. Wenn wir oben sahen, dass durch die Beziehungen zwischen Muskel- und Blutzelle eine Reizung der zur Muskelzelle gehörigen Nervenzelle eintrat, die durch sensible Muskelnerven vermittelt wurde, so findet hier durch Berührung der Blutzelle mit der Aussenwelt eine Modification des cellularen Zustandes der Blutzelle statt, die reflectorisch durch Vermittlung der sensibeln Hautnerven eine Reizung der Muskelganglien erzeugt. In beiden Fällen sehen wir durch diese in einer höheren Thierzelle und zwar der Blutzelle eintretende Veränderung eine Alteration der gegenseitigen Einwirkung der Nervenzelle, Blutzelle und Muskelzelle eintreten. Denn so innig sind die cellularen Beziehungen derselben zu einander, dass jeder andere Reiz, der nur das eine Glied trifft, mittelbar in derselben Stärke auf die anderen Glieder einwirkt. Der Einfluss, welchen eine solche in der Haut durch Wärme- und Wasserverlust eintretende Veränderung der Blutzellen durch Erregung eentripetaler Nerven auf die Ganglien und dadurch auf die gegenseitigen Beziehungen zwischen Muskelzelle, Blutzelle und Nervenzelle hervorruft, besteht

in einer Steigerung der bisherigen gegenseitigen Reizung. Indem die Reizung der Muskelzelle durch die Nervenzelle stärker wird, steigert sich zugleich die Wechselwirkung zwischen Muskelzelle und Blutzelle, und dadurch wieder die Reizung der Nervenzelle durch die Veränderung der Blutzelle. Die in Bezug auf Wärme und Wasser stattfindende functionelle Restitution der Blutzelle ist ein gegen andere Veränderungen der Blutzellen, z. B. gegen den Stoffwechsel in den Muskeln, gegen die functionelle Restitution der Blutzellen im Respirationsapparat, gegen die functionelle Restitution in den Nieren ein so untergeordneter Vorgang, dass ihr erregender Einfluss auf die gegenseitige Reizung der Nerven-, Muskel- und Blutzelle es zu keiner so starken functionellen Reizung des Muskels bringt, dass eine rythmische Contraction erfolgt. Die Muskelzelle, stark gereizt, verkürzt sich etwas und wird stärker ernährt.

In dem Firnissen der Haut haben wir nun ein Mittel, die functionelle Restitution der die Haut passirenden Blutzellen zu unterdrücken. Denn indem dadurch die Verdunstung behindert wird, beschränkt man zugleich den Verlust an latenter Wärme. Die Folgen liegen auf der Hand. Indem ein erregendes Moment, eine functionelle Restitution der Blutzelle wegfällt, sinkt wie bei Durchschneidung der *vagi* die Einwirkung eines erregenden Momentes, der functionellen Restitution der Blutzellen in den Lungen, auf die Ganglien der Inspiratoren beseitigt wird) durch Nachlass der Einwirkung der Nervenzelle auf die Muskelzelle die Stärke der Reizung. Der ganze Muskelstoffwechsel sinkt durch Unterdrückung eines seiner physiologischen Reize; es muss eine Herabsetzung sämmtlicher im Dienste des Muskelstoffwechsels stehenden Functionen, eine Herabsetzung der Stärke der physiologischen Reize der Arbeitsorgane eintreten. Können wir eine solche Herabsetzung nachweisen, so haben wir nicht nur die physiologisch begründete Forderung, dass die physiologischen Reize veränderungsfähig sein müssen, für die fünf Vorgänge nachgewiesen, sondern, da sich keine anderen Vorgänge nachweisen lassen, die gleichem Wechsel unterworfen sind, zugleich einen werthvollen Beweis, dass die genannten fünf Vorgänge in der That allein als physiologische Reize betrachtet werden müssen. Wirklich entspricht das Firnissen der Haut unseren Erwartungen in jeder Beziehung. Der respiratorische Circulationsapparat, die beiden Herzpumpen, die Nieren setzen ihre Thätigkeit herab. Am deutlichsten ist die Verminderung der Functionen am Respirationsapparat zu beobachten; die Frequenz und Tiefe der Athemzüge nehmen ab.

Die nicht auf der Basis der cellularen Theorie stehende Physiologie hat sonderbare Vorstellungen über das Firnissen der Haut.

Sie wundert sich, dass eine Verminderung der Athmung eintritt, denn sie docirt folgender Maassen: durch die Unterdrückung der Perspiration werde eine Quelle der Gaserneuerung in der Blute abgeschnitten, also müsse eine Steigerung der Athemthätigkeit eintreten und es scheine eine solche auch alsbald nach dem Firnissen einzutreten. Die Erklärung des späteren Sinkens sei daher ungemein schwierig. Sofort denkt man an die Zurückhaltung eines schädlichen, durch die Haut auszuschcheidenden Stoffes, dessen Anhäufung die Erregbarkeit der *medulla* herabsetze.

Nun soll die Erregbarkeitsabnahme der *medulla oblongata* trotz der Verminderung des Sauerstoffs eine Abnahme der Athmungsintensität zur Folge haben. Dadurch sinke der Sauerstoffgehalt noch mehr und mit ihm die Erregbarkeit der *medulla*, die ihrerseits die Athmung noch mehr schwäche. Durch diese Verhältnisse werde ein Sinken des Stoffwechsels hervorgerufen; dadurch nehme die Temperatur ab und mit ihr die Leistungsfähigkeit des Organismus, die sich als Lähmung sämtlicher Muskel kundgäbe.

Offenbar hängen die eintretenden Erscheinungen in folgender Weise zusammen: Indem durch Unterdrückung der Perspiration eine functionelle Restitution der die Haut passirenden Blutzellen (Wärme- und Wasserabgabe) verhindert wird, wird eine physiologische Ursache des Muskeltonus, ein physiologischer Reiz beseitigt. Die Abnahme des Muskeltonus ist in der ersten Zeit weniger deutlich, weil ähnlich wie bei der Durchschneidung der *vagus* noch Nachwirkungen des physiologischen Reizes vorhanden sind. Die Körpermusculatur, soweit sie nicht im fortgesetzten Dienste des Organismus steht, also exclusive Athem- und Herzbewegung nähert sich dem foetalen Zustand. Das nennen Jene Lähmung sämtlicher Muskeln.

Durch den geringeren Stoffwechsel der sich dem foetalen Zustande nähernden Muskeln sinkt natürlich die Temperatur, nicht die sinkende Temperatur lähmt die Muskeln.

Der geringere Muskelstoffwechsel lässt die Blutzellen sauerstoffreicher und kohlensäureärmer in die Lungen gelangen; die functionelle Restitution derselben, der Lungengaswechsel, die physiologische Ursache der Athembewegungen wird vermindert. Dadurch nehmen die Athembewegungen ab. Es liegt nicht eine Erregbarkeitsabnahme der *medulla oblongata* vor, sondern es tritt bei gleicher Erregbarkeit eine Verminderung des physiologischen Athmungsreizes ein.

Nicht ein giftiger Stoff lähmt die *medulla*, sondern die Beseitigung eines physiologischen Reizes der gesamten Körpermusculatur setzt deren Tonus, deren Oxydationsproceß herab und

vermindert dadurch die physiologischen Reize für alle im Dienste der Körpermusculatur stehenden Apparate.

Der geringere Muskelstoffwechsel lässt die Veränderung der Blutzellen im Muskelgewebe geringer werden; die physiologische Ursache der Reizung der sensibeln Muskelnerven und damit die physiologische Ursache der Bewegung der gemeinsamen Herzmusculatur wird vermindert. So wenig wie die Ganglien der *medulla* eine Erregbarkeitsabnahme erleiden, so wenig die Herzganglien. Die physiologischen Reize nehmen ab.

Der geringere Muskelstoffwechsel überladet das Blut weniger mit Endproducten der Albuminate; die functionelle Restitution der Blutzellen in den Nieren (durch die Thätigkeit der Nierenepithelien) sinkt. Die Nierenthätigkeit, die andauernde physiologische Ursache der Action der besonderen Musculatur des linken Ventrikels, die Erregung des centripetalen Drüsennerven nimmt ab.

Die Anhänger der jetzt herrschenden physiologischen Richtung führen ferner an, dass das Athmungscentrum nach Trennung der *medulla oblongata* von Gehirn und Rückenmark und Durchschneidung der *vagi* seine Thätigkeit fortsetzte. Periphere Reize könnten kaum mehr zur *medulla* gelangen. So machen sie zunächst den irrigen Schluss, dass die Einwirkung des Blutes auf die Ganglien der *medulla oblongata* eine unmittelbare sei. Da sie an keine sensibeln Muskelnerven glauben und von Störungen der cellularen Beziehungen im Muskelstoffwechsel und dadurch stattfindenden Erregung der Centren nichts wissen, so kann man ihnen diesen Schluss kaum verargen.

Anders aber steht es, wenn sie die Frage erheben, ob neben dieser Einwirkung im normalen Zustande noch eine andere von sensibeln Nerven ausgeübt werde, und ob diese ebenfalls von dem Gasgehalt des Blutes abhängen. Sehr richtig behauptet man, dass es zwei Grundversuche seien, an welche die Entscheidung dieser Frage sich anlehnen müsste, nämlich die Durchschneidung des Rückenmarks und das Firnissen der Haut. In beiden Fällen trete eine bedeutende Abnahme der Respirationsthätigkeit ein, zugleich mit einer bedeutenden Herabsetzung der Bluttemperatur. Diese Beobachtung ergibt sich aus dem Vorhergehenden als eine physiologische Nothwendigkeit. Wenn man sagt: Bei Durchschneidung des Rückenmarks werde die Einwirkung einer grossen Zahl sensibler Nerven auf die *medulla oblongata* unmöglich gemacht; beim Firnissen der Haut werde die secretorische Thätigkeit derselben unterdrückt, und so könne ein möglicher Weise auf ihre Nerven ausgeübter Reiz unmöglich gemacht werden; und wenn man daher die Deutung versucht, jene Abnahme als den Ausdruck einer fortfallenden, im normalen Zustande stets ausgeübten Reizung durch sensible Nerven aufzufassen, so ist das als richtig

anzuerkennen. Schade, dass man daran so falsche Schlüsse knüpft. Ueber die Perspiration habe ich mich schon ausgesprochen; nur bleibt zu erwähnen, dass die Einwirkung der sensibeln Nerven auf die *medulla oblongata* nicht eine directe ist, wie doch oben offenbar gemeint, sondern eine indirecte. Die physiologische Einwirkung der sensibeln Hautnerven auf das Respirationseentrum geschieht durch die Ganglien der Körpermuseulatur. Die von ihrer Erregung abhängige Stärke des Muskelstoffwechsels wirkt auf die Blutzellen; von der Veränderung dieser hängt die Intensität der functionellen Restitution derselben in den Lungen ab; daraus resultirt die Abnahme der Reizung der *vagi* und die Abnahme der Intensität der Athmung.

Aehnliche Verhältnisse treten ein nach der Durchschneidung des Rückenmarks und bei Amputationen. Ein Schnitt durch das Rückenmark trennt eine grosse Anzahl sensibler und motorischer Nerven ab; dadurch wird die Wechselwirkung vieler Nerven-, Muskel- und Blutzellen unterbrochen; der Muskelstoffwechsel vermindert sich und mit ihm auf die erörterte Weise der Lungengaswechsel.

Ich halte diese beiden Experimente, Durchschneidung des Rückenmarks und Firnissen der Haut für eindeutig genug, um einen sicheren Schluss zu gestatten. Man hält es für auffallend, dass die Veränderung der Athmung bei diesen Versuchen nur ganz allmählig sich ausbilde, und schliesst daraus auf die Mitwirkung besonderer Nebenumstände. Dem kann ich nicht zustimmen. Es würde für mich im Gegentheil eine auffallende Erscheinung sein, wenn nach diesen Eingriffen in den Organismus eine plötzliche Aenderung in der Athmung sich zeigte.

So bedeutende cellulare Vorgänge wie die durch den Austausch zwischen Muskel- und Blutzelle repräsentirten, können nicht so plötzlich inhibirt werden, wie die Durchschneidung eines leitenden Nerven bewerkstelligt werden kann. Es tritt daher erst allmählig ein geringerer Sauerstoffverbrauch ein, erst allmählig sinkt die physiologische Ursache der Athmung, der Lungengaswechsel. Gerade das allmähliche Sinken der Athmung beweist auch, dass in der *medulla* zum Respirationseentrum aufsteigende sensible Nerven nicht existiren; denn sonst müsste die Zahl und Tiefe der Athemzüge, welche bei Durchschneidung der *vagi* doch sofort beeinflusst wird, auch bei Durchschneidung der *medulla* sofort modifizirt werden.

Wir kommen so zu der Gewissheit, dass die functionelle Restitution der die Haut passirenden Blutzellen einen physiologischen Reiz für den Muskeltonus bildet. Dieser steigert den Oxydationsproceß, bei welchem wiederum Wärme erzeugt wird, hinreichend, um den durch die Perspiration hervorgerufenen Verlust zu ersetzen. Durch die Perspiration geschieht dem Bedürfniss

des Körpers nach Abkühlung Genüge; sie würde geringer werden, wenn der fortdauernde Oxydationsprocess nicht neue Wärmemengen producirte. Unter diesen Umständen aber dient sie dazu, eine constante Temperatur des Körpers und eine Constanz des Muskeltonus zu bewirken.

Die abgekühlten Blutmengen mischen sich mit dem übrigen Körperblut und gleichen so die Temperatur des Blutes durch den ganzen Körper aus.

Ist die Abkühlung in der Haut zu gering, weil zu wenig Blut die Haut passirt, so enthält das in die Muskeln zurückkehrende Blut mehr Wärme und Wasser, als unter normalen Verhältnissen. Demzufolge muss das in die Haut zurückkehrende Blut reichlicher an Wärme und Wasser sein; es steigt die Perspiration in den Hauteapillaren, damit die Reizung der sensibeln Hautnerven; es steigt der Tonus der Körpermusculatur, und durch diesen die Action des nutritiven Circulationsapparats, so dass durch grössere Schnelligkeit des Blutstroms eine lebhaftere Verdunstung in der Haut eintritt.

Geht mehr Blut durch die Hauteapillaren, als zur Aufrechterhaltung der Körpertemperatur und des Muskeltonus erforderlich ist, so ist der Wärme- und Wasserverlust bald so bedeutend, dass eine Abnahme der Temperatur des Blutes eintreten muss. Das in die Haut zurückkehrende Blut verliert, ärmer an Wärme, nicht mehr so viel durch Perspiration; die Reizung der sensibeln Hautnerven sinkt; es sinkt der Muskeltonus und durch diesen die Herzaction, so dass eine geringere Schnelligkeit des capillaren Blutstroms erzielt wird. Ursache und Wirkung reguliren sich auch hier gegenseitig, um eine Constanz der Wirkung zu erzielen.

Die Elasticität, die Veränderungsfähigkeit der physiologischen Reize hätten wir somit dargethan. Da der Respirationsapparat der Beobachtung am besten zugänglich ist, so liess sich auch an ihm am besten die Elasticität seines physiologischen Reizes constatiren. An den anderen Arbeitsorganen ist die Beobachtung eine weit schwierigere; indess können wir aus der Veränderlichkeit ihrer Arbeitsleistung auf eine Veränderlichkeit auch ihrer physiologischen Reize schliessen.

§. 14.

Die vierte Forderung, die wir, im unmittelbaren Anschluss an die vorige, an einen physiologischen Reiz stellen, ist seine Compensationsfähigkeit.

Wir wissen, dass bei Störungen der Circulationsapparate eine allgemeine Verlangsamung der Circulation eintritt. So z. B. bei Klappenfehlern am linken *ostium venosum*, beim Emphysem etc.

In solchen Fällen tritt oft eine erhebliche Steigerung der

Respirationsthätigkeit ein, während andere Circulationsapparate ihre Action ermässigen. Beim Emphysem beobachten wir häufig eine bedeutende Hypertrophie der Athemmuskeln und eine energische Thätigkeit derselben, während die Spannung der Radialis gering ist. Woher rührt in diesem Falle die gesteigerte Arbeitsgrösse der Ganglien des Athmungscentrums, welche consecutiv eine Hypertrophie der Athemmuskeln im Gefolge hat? Diese Ganglien werden, wie das 2^{te} Heft der kritischen Beiträge zeigt, nur von zwei Seiten physiologisch erregt, durch die *vagi* und die sensibeln Nerven der Athemmuskeln.

Ginge nun die gesteigerte Erregung von den sensibeln Muskelnerven aus, so müssten wir entweder eine Steigerung des gesammten Muskelstoffwechsels und damit der Energie aller Lebensfunctionen annehmen, an denen die Athemmuskeln, wie die übrige Körpermusculatur gleichmässig theilnähmen; — es ist aber das Gegentheil der Fall; die Energie der Lebensfunctionen hat abgenommen, — oder wir müssten annehmen, dass das Ernährungsblut der Athemmuskeln sehr kohlen säurehaltig geworden sei, und wie in der Dyspnoe eine mächtige Reizung der sensibeln Nerven der gesammten Körpermusculatur erzeuge. Einer andauernden Vermehrung des Kohlen säuregehaltes des Muskelblutes steht aber die Herabsetzung der Herzaction entgegen, die durch die Kohlen säurevermehrung als pathologischen Reiz noeh in weit höherem Maasse steigen würde.

Wir müssen also die gesteigerte Thätigkeit der Ganglien des Athmungscentrums auf die gesteigerte Erregung der *vagi* zurückführen, also eine Steigerung des physiologischen Athmungsreizes annehmen. Wir haben die functionelle Restitution der Blutzellen in den Lungen als physiologische Erregung des *vagus* kennen gelernt. Da nun bei Klappenfehlern, beim Emphysem eine allgemeine Circulationsverlangsamung besteht, die Menge des die Lungen passirenden Blutes vermindert ist, so ist also auch die functionelle Restitution der Blutzellen, der Lungengaswechsel, quantitativ vermindert. Da wir nun aus einer stärkeren Reizung der *vagi* auf eine Steigerung des Lungengaswechsels schliessen sollten und statt dessen eine Verminderung sehen, so kann die Steigerung der Erregung der *vagi* nur in einer Modification, einer Veränderung der functionellen Restitution der Blutzellen bestehen. Diese kann nur gesucht werden in einem grösseren Kohlen säuregehalt der die Lungen capillaren passirenden Blutzellen. Eine qualitative Alteration des Lungengaswechsels, hervorgerufen durch eine andere Beschaffenheit der functionell zu restituirenden Blutzellen hat, obsehon weniger Sauerstoff aufgenommen wird, obsehon weniger Blut die Lungen passirt, dennoeh eine Steigerung des physiologischen Rei-

zes der Athembewegungen zur Folge. Secundär tritt durch die andauernd gesteigerte Reizung der *vagi* eine Hypertrophie der Athemmuskeln ein (ähnliche Verhältnisse finden beim nutritiven Circulationsapparat statt, wenn eine zu grosse Circulationsverlangsamung eine andauernde Steigerung der Erregung der sensibeln Muskelnerven im Gefolge hat; so erklärt sich die Hypertrophie des sogenannten rechten Ventrikels beim Emphysem etc.) die ihrerseits einen andauernd gesteigerten Stoffwechsel der Inspiratoren und demzufolge eine andauernd gesteigerte Reizung der Endigungen der sensibeln Muskelnerven nach sich zieht.

Für die Beziehungen zwischen der Nierenschrumpfung und der Hypertrophie des linken Ventrikels lässt sich ganz dasselbe nachweisen. Wenn in Folge einer Nephritis ein Theil der Nieren geschrumpft und viele Epithelien untergegangen sind, so tritt allmählig eine bedeutende Hypertrophie des sogenannten linken Ventrikels ein, welche den Aortendruck steigert. Da ein Theil der secernirenden Zellen, welche die Endproducte der Albuminate zu Harnstoff verbrennen, untergegangen sind, und zugleich weniger Blut die Nieren passirt, so ist die unmittelbare Folge, dass (wie bei der Compensation des physiologischen Athmungsreizes eine Anhäufung von Kohlensäure im venösen Körperblut sich vorfindet) eine Anhäufung von Endproducten im Blute eintritt, die natürlich, indem die Endproducte nun länger an den Oxydationsprocessen der Gewebe theilnehmen, auch zu einer Vermehrung des Harnstoffs im Blute führt. Je weniger die Nieren Harnstoff produciren, desto länger unterliegen die Endproducte dem Stoffwechsel, desto mehr nähern sie sich schon in den Geweben der Harnsäure und dem Harnstoff.

Obsehon durch die Nieren weniger Blut passirt, obsehon die Energie des gesammten Stoffwechsels gesunken ist und weniger Endproducte in der Zeiteinheit producirt werden, also auch weniger Endproducte in Form von Harnstoff ausgeführt werden, obsehon also die durch die secretorische Thätigkeit der Nierenzellen zu bewirkende functionelle Restitution der Blutzellen quantitativ gesunken ist und man dadurch auf eine entsprechende Verminderung der physiologischen Reize des secretorischen Circulationsapparates (der besondern Musculatur des linken Ventrikels) schliessen sollte, so ist trotzdem die Erregung der centripetalen Nierenfäden (analog dem Lungenvagus) erhöht, was nicht allein die reflectorisch entstehende Hypertrophie des linken Ventrikels, sondern ebensoschr die reflectorisch entstehende Vergrösserung der noch restirenden Nierenepithelien beweist.

Eine dritte Art von Compensation sehen wir in dem Verkehr zwischen Muskelzelle und Blutzelle. In demselben Maasse als weniger Blut zugeführt wird, steigert sich die Veränderung, welche

das thätige Muskelgewebe an der Blutzelle hervorbringt; in demselben Maasse steigt, trotz der geringeren Blutzufuhr, die Reizung der sensibeln Muskelnerven. So entstehen die Symptome der Dyspnoe gewöhnlich durch die Steigerung zweier Reize, von denen der eine eine compensatorische Steigerung der Vagusreizung ist, erzeugt durch eine Modification der functionellen Restitution der Blutzellen in den Lungen; von denen der andere eine compensatorische Steigerung der Reizung der Endigungen sensibler Muskelnerven der Athemmuskeln ist, hervorgerufen durch eine Modification der functionellen Thätigkeit der Blutzellen im Muskelgewebe.

So erklärt sich, wie schon angedeutet, auch die reflectorische Hypertrophie des nutritiven Circulationsapparats (der gemeinsamen Musculatur beider Ventrikel) bei wesentlicher Verlangsamung des Kreislaufs, wie sie bei Klappenfehlern etc. häufig beobachtet wird. Die Lehrbücher der Pathologie sprechen in solchen Fällen gewöhnlich nur von einer Hypertrophie des sogenannten rechten Ventrikels und erklären die Hypertrophieen ganz im Sinne der herrschenden Richtung auf mechanische Weise.

Ueber die Art der Compensation eines physiologischen Reizes können wir nach den vorliegenden Thatsachen nur constatiren, dass die Reizung, welche die Veränderung einer Blutzelle im Muskelgewebe oder die functionelle Restitution derselben in den Lungen oder den Nieren bewirkt, weniger von der Menge der passirenden Blutzellen abhängt, als von der Art und Grösse der Veränderung, welche die Blutzelle und das von ihr beherrschte Territorium erleidet.

§. 15.

Nachdem wir die nothwendigen Eigenschaften der physiologischen Reize der Arbeitsorgane ermittelt haben, fassen wir die durch den physiologischen Reiz hervorgebrachten cellularen Vorgänge ins Auge. Da alle Organe aus Zellen bestehen und die cellulare Thätigkeit nicht nach Aufhören des Reizes, der sie hervorbringt, sofort verschwindet, sondern die functionelle oder nutritive Thätigkeit nur allmählig abnimmt, der Stoffwechsel allmählig sinkt, so ist es erklärlich, dass die Nachwirkungen der physiologischen Reizung sich noch eine Zeit lang geltend machen. Daher hat z. B. eine Durchschneidung der *vagi* nicht eine sofortige und unmittelbare Lähmung der Athmung zur Folge. Treten nun noch gar für die durch den physiologischen veranlassenden Reiz erzeugten consecutiven Vorgänge pathologische Reize (Kohlensäure für den Muskelstoffwechsel) ein, welche das allmähliche Sinken und Erlöschen der letzteren nicht allein verzögern, sondern die cellulare Thätigkeit und damit die Reizung der Apparate noch steigern (heftige Reizung der sensibeln Nerven der

Athemmuskeln bei Circulationsverlangsamung und Kohlensäureanhäufung im Blute), so liegt die Versuchung nahe, das Primäre, die physiologische Ursache des Vorganges, ganz zu übersehen oder doch ihre Bedeutung nicht zu erkennen. Indem man so die functionelle Restitution der Blutzelle in den Lungen, die physiologische Reizung der *vagi* und damit die Ursache der Athembewegungen, verkannte und nur den an den Arbeitsorganen eintretenden Erscheinungen Bedeutung beilegte, ohne die cellularen Vorgänge im Muskelgewebe überhaupt zu beachten, setzte Traube die Kohlensäure, welche als pathologischer Reiz auf den Muskelstoffwechsel überhaupt und nicht nur auf die Athemmuskeln wirkt, in spezifische Beziehung zu den Ganglien des Respirationsapparats.

Ein Blick in die vergleichende Physiologie wird diese Verhältnisse noch klarer erscheinen lassen. Bei zwei so nahe stehenden Classen des Thierreichs, wie sie die Säugethiere und Vögel repräsentiren, wird man in Bezug auf die physiologischen Vorgänge, in Bezug auf die physiologischen Ursachen der Athembewegungen, der Herzaction, doch keinen durchgreifenden Unterschied gelten lassen wollen. Wer mit mir die functionelle Restitution der Blutzelle in den Lungen als physiologische Ursache der Athmung ansieht, wird den Lungenfasern des herumschweifenden Nerven doch bei Vögeln, wie bei Säugethiern dieselbe Function zuschreiben und nicht glauben, dass der *vagus* der Vögel eine andere Function habe, als der der Katze und des Kaninchens.

Die Versuche, welche Professor J. Rosenthal *) an Tauben machte, denen er die *vagi* durchschnitt, ergaben eine bedeutende Differenz zwischen den Erscheinungen bei Vagusdurchschneidung der Vögel und Säugethiere. Es zeigte sich nämlich, dass bei Tauben die Durchschneidung der *vagi* eine ungeheure Abnahme der Respirationsfrequenz zur Folge hatte, „welche hauptsächlich durch eine ungemein grosse Dauer der Pause bedingt wird, aber eine verhältnissmässig geringe Zunahme in der Intensität jedes einzelnen Athemzuges. Die Tiefe jedes Athemzuges war also ungefähr im Verhältniss von 1 : 2,5 gewachsen, während die Athmungsfrequenz im Verhältniss von 8 : 1 abgenommen hatte. In Folge dessen sank die Athmungsgrösse auf weniger als ein Drittel ihres ursprünglichen Werthes.“ (Bei Säugethiern bleibt sie bekanntlich annähernd gleich).

Dürfen wir nun etwa daraus schliessen, dass bei Säugethiern die Erregung der Ganglien der Athemmuskeln durch die *vagi* geringer ist, als bei den Vögeln, und dass bei letzteren ein sehr beträchtlicher Theil der von dem respiratorischen Centralorgane

*) Berichtigung. Durch ein Versehen des Verfassers ist Herr Prof. J. Rosenthal in dem 2. Heft als Julius Rosenthal angeführt worden.

geleisteten Arbeit im normalen Zustande durch die *vagi* ausgelöst werde, bei den Säugethieren aber nicht?

Ich schliesse aus dieser Thatsache, dass nach Durchsehnung der *vagi*, also nach Beseitigung des physiologischen Athmungsreizes, die Athemmuskeln, die Endigungen der sensibeln Muskelnerven bei Säugethieren viel früher und viel stärker als bei Vögeln einer heftigen Reizung aus pathologischen Zuständen unterliegen, mit einem Wort, dass die nach Durchschneidung der *vagi* eintretenden Störungen in den cellularen Beziehungen zwischen Muskelzelle und Blutzelle durch die sich anhäufende Kohlensäure bei Säugethieren viel energischer sind; ein Schluss, dessen Richtigkeit sofort durch die Thatsache bestätigt wird, dass es „nicht zu läugnen ist, dass die Vögel auf Veränderungen im Gasgehalt des Blutes verhältnissmässig weniger reagiren als Säugethiere.“ Ist dem so, so wirkt auch die Kohlensäure bei Vögeln weniger störend auf den Muskelstoffwechsel und daher weniger reizend auf die Endigungen der sensibeln Muskelnerven; so erklären sich die langen Pausen zwischen den Inspirationen, die geringe Energie der Athembewegungen ähnlichen Contractionen der Thoraxmuskeln, das bedeutende Sinken der Athmungsgrösse auf ein Drittel, während sie bei Säugethieren gleich bleibt.

Dieser Unterschied zwischen beiden Classen des Thierreichs beweist recht schlagend die Richtigkeit der Behauptungen Marshall Hall's und Brachet's, dass die Erregung der *medulla oblongata* durch die *vagi* als die einzige Ursache der Athmung anzusehen ist.

Die Ursache dafür, dass nach Durchschneidung der *vagi* überhaupt noch geathmet wird, können wir freilich nicht mit Brachet in der Gewohnheit und nicht mit Marshall Hall in der Willkür finden, denn sehr richtig bemerkt Rosenthal: „Vögel athmen nach Durchschneidung der *vagi* fort, auch wenn ihnen vorher das Grosshirn extirpirt worden ist, und wenn das Fortathmen aus Gewohnheit geschehen sollte, so wäre nicht einzusehen, warum es nicht mit unveränderter Geschwindigkeit und Stärke fort dauert, sondern so beträchtlich sinkt, um sich erst später wieder etwas zu heben.“

Die Ursache dafür, dass nach Durchsehnung der *vagi* überhaupt noch geathmet wird, liegt in der einfachen Thatsache, dass die cellularen Vorgänge, welche durch Reizung der *vagi* die Ganglien der Athmungsorgane erregen, in diesen Arbeitsorganen eine Reihe anderer cellularer Vorgänge erzeugen, welche auch dann einige Zeit noch fort dauern, wenn die erregende Ursache durch Durchschneidung der *vagi* aufgehört hat; ja, welche durch pathologische Reize bei sich anhäufender Kohlensäure vorüberge-

hend noch gesteigert werden können. Durch Ueberladung des Blutes mit freiem Sauerstoff können dieselben unterdrückt und die Athemmuskeln zur Ruhe gebracht werden.

Unter physiologischen Reizen kann man nur die durch eine Zelle auf die andere unter gewöhnlichen Verhältnissen ausgeübte Reizung verstehen, nicht etwa auch solche Erregungen, welche dadurch hervorgerufen werden, dass dieser oder jener abnorme Vorgang, diese oder jene fremde oder im Uebermaass vorhandene Substanz eine Veränderung des gegenseitigen Verhaltens der Zellen veranlasst. (Anhäufung von Kohlensäure als veranlassende Ursache vorzeitiger Athembewegungen.)

Freilich ist die Grenze zwischen einer physiologischen und einer pathologischen Reizung oft schwer zu ziehen. Eine abnorme Steigerung einer physiologischen Reizung (Veränderung der Blutzelle im Muskelgewebe) durch irgend eine in abnormem Maasse vorhandene Substanz (Kohlensäure) muss indess ohne Zweifel als eine pathologische Reizung bezeichnet werden. Nirgends sind die Grenzen mehr verwischt, als in der Beschaffenheit der Blutzelle in Bezug auf Kohlensäure. Mit der Veränderung des cellularen Zustandes eines Gewebes muss zugleich eine Veränderung des cellularen Zustandes der anderen functionirenden Gewebe eintreten. Ist die Muskelzelle aus dem Zustand nutritiver Reizung (Athem-muskeln im Foetus) in den der functionellen getreten (Athem-muskeln nach der Geburt) und ist der cellulare Zustand der Ganglienzelle, welche der Muskelzelle zuerst die nutritive Reizstärke, dann die functionelle zuführte, ein anderer geworden, so muss auch die cellulare Verfassung der Blutzelle sich ändern. Ein Zurückführen der Blutzelle auf einen cellularen Zustand, der unter anderen Bedingungen zu einer physiologischen Mitwirkung geeignet war, kann unter neuen Verhältnissen der Muskel- und Ganglienzellen nur eine den neuen Verhältnissen nicht entsprechende pathologische Reizung verursachen.

Ebenso, oder noch mehr verwischen sich die Grenzen, wenn auch bei vollständiger functioneller Restitution der Blutzellen, das also normale arterielle Blut das Muskelgewebe ohne die nöthige Schnelligkeit passirt. Je langsamer die Circulation, desto länger unterliegt die Blutzelle der Einwirkung der Muskelzelle und die eintretende Veränderung der Blutzelle, der physiologische Reiz der sensibeln Muskelnerven, ist erheblicher. Beschleunigte Circulation bei Kohlensäureanhäufung hat denselben Einfluss wie verlangsamte Circulation normalen Blutes. Wo hört der physiologische Reiz auf? Wo beginnt der pathologische?

Wenn einem Thier die *medulla oblongata* von Gehirn und Rückenmark getrennt und die *vagi* durchschnitten werden, so finden die Contractionen der Athemmuskeln doch statt. Offenbar

ist die einzige Verbindung mit dem sogenannten *noeud vital* der sensible Muskelnerv. Durch die Lahmlegung des Respirationsapparats und die dadurch entstehende Circulationsverlangsamung häuft sich rasch Kohlensäure an, und die Blutzellen nähern sich schnell dem foetalen Zustande, wo sie sauerstoffarm und kohlenensäurereich das Gewebe der Inspiratoren passiren. Es wirkt die Kohlensäure prädisponirend auf das Austreten des Sauerstoffs an das Muskelgewebe ein, und eine heftige Reizung der sensibeln Muskelnerven ist die Folge. Die Ganglien werden zur Entladung gezwungen. Gelingt es diese eellularen Vorgänge zu beseitigen, so lässt die Reizung der sensibeln Muskelnerven und damit die Reizung der Ganglien nach. Die künstliche Respiration beseitigt durch Einpressen freien Sauerstoffs ins Blut den eellularen Austausch zwischen Muskel- und Blutzelle; denn sobald viel freier Sauerstoff im Blute ist, entnimmt das Muskelgewebe diesen, da er nicht erst auseinander, wenn auch nur lockeren chemischen Verbindung, bezogen zu werden braucht. Daher vermindert die künstliche Respiration, bis zu einer gewissen Intensität ausgeübt, die Reizung aller sensibeln Muskelnerven, dadurch die Reizung aller Muskelganglien des Körpers.

Ganz ähnliche Erscheinungen, wie beim Respirationsapparat, beobachten wir beim Herzen. Wenn die Kohlensäureanhäufung dort noch heftige frequente Contractionen hervorruft, indem die sensibeln Muskelnerven der Herzmuskeln ebenso, wie die der Inspiratoren, stark gereizt werden und reflectorisch Zuckungen erzeugen, so kann durch künstliche Respiration (freien Sauerstoff im Blut) der Sturm bald beschwiegt werden. Nur in seltenen Fällen gelingt es, die Herzmusculatur ganz zum Stillstand zu bringen. In den meisten Fällen (besonders bei durchsehnittenen *vagus*) pulsirt das Herz bei gänzlichem Stillstand der Respiration noch weiter. *)

*) Die Ansicht unserer Humoralphysiologen über diesen Gegenstand ergibt sich aus folgenden Sätzen (siehe Funke, Lehrbuch der Physiologie, 1866, 2. Band, Seite 666): „Die Schlüsse, welche Traube aus diesen schönen Beobachtungen zieht, sind folgende: Die im Blute gelöste Kohlensäure ist der natürliche Erreger der Nervencentra der rythmischen Athembewegungen und Herzbewegungen, d. h. was das Herz betrifft, sowohl des in der *medulla oblongata* gelegenen Centrums (?), von welchem aus das regulatorische Herznervensystem, die Hemmungsfasern (?) des *vagus* erregt werden, als des im Herzen selbst gelegenen Centrums, des motorischen Herznervensystems. Der Sauerstoff des Blutes dagegen ist nothwendig zur Unterhaltung der Erregbarkeit der Centra und der Leistungsfähigkeit des Herzmuskels; mit der Zunahme der Sauerstoffzufuhr zur *medulla oblongata* wächst die Erregbarkeit des Vaguscentrums (?), mit der Sauerstoffzufuhr zum Herzen wächst die Erregbarkeit seines motorischen Centrums und seiner Muskelsubstanz. Die

Dass es schwieriger ist, die Herzmuskeln, als wie die Athemmuskeln durch Einpressen freien Sauerstoffs zum Stillstand zu bringen, ist ja leicht einzusehen. Einmal sind die Herzmuskeln, weil sie die meiste Muskelarbeit leisten müssen, das am meisten sauerstoffbedürftige Organ. Man kann daher die Ueberladung des Blutes mit freiem Sauerstoff, die man nur mühsam so weit treiben kann, dass die cellularen Vorgänge in den weniger thätigen und weniger sauerstoffbedürftigen Athemmuskeln beseitigt werden, nur unter besonders günstigen Umständen weit genug treiben, um den cellularen Austausch zwischen den Muskelzellen des Herzens und den dasselbe passirenden Blutzellen so zu vermindern, dass die Reizung der sensibeln Muskelnerven des Herzens keine reflectorische Zuckung mehr erzeugt. Dazu kommt ein ebenso schwer ins Gewicht fallender Unterschied zwischen Athem- und Herzmuskeln. Die Erregungsnerven der Ganglien der Athmung, die Lungenvagi, sind zugleich widerstandvermindernd. Fällt deren Hilfsleistung fort, und werden die Ganglien der Athmung allein durch sensible Muskelnerven gereizt, so muss die Erregung durch diese schon sehr stark werden, um eine Zuckung erzeugen zu können. Die Erregungsnerven der Herzganglien (im *vagus* absteigend) sind dagegen zugleich widerstandvermehrend. Fällt nach ihrer Durchschneidung ihre Erregung fort, so genügt schon eine kleine Reizung der sensibeln Muskelnerven des Herzens, um reflectorisch eine Zuckung hervorzurufen. Man begreift daher, dass man bei guter künstlicher Respiration wohl die Contractionen der Inspiratoren beseitigen, aber die Contractionen des Herzens in der Regel nur ermässigen kann.

Ich hege, wie man sieht, eine abweichende Vorstellung über die künstliche Respiration. Ich anerkenne weder eine directe physiologische Beziehung des Sauerstoffs, noch der Kohlensäure, noch irgend welchen Stoffes zu den verschiedenen sogenannten Centren, den sogenannten motorischen Systemen (siehe §. 21), Hemmungsnervensystemen, noch zu sonst irgend einem automatischen Centrum, oder ähnlichen Erfindungen der Neuristen und Humoralphysiologen.

Es handelt sich in unserem Falle weder um die Beschaffenheit des die Ganglien der *medulla oblongata* etc. umspülenden Blutes, noch um Vorgänge in den bei dem Respirationsapparat beschäftigten functionirenden Geweben allein, sondern es handelt sich nach meiner Ansicht um abnorme Steigerung oder Vermin-

Wirkungen sowohl der Kohlensäure als Erreger, als des Sauerstoffs als Erregbarkeitssteigerer auf die beiden antagonistischen (?) Herznervencentra müssen nothwendig entgegengesetzte Folgen auf die Herzthätigkeit haben.“ — Ich komme noch darauf zurück.

derung physiologischer Vorgänge im Allgemeinen, indem celluläre Beziehungen zwischen der Muskel-, der Blut-, der Nervenzelle nicht nur am Respirationsapparat, sondern an der ganzen Körpermusculatur modificirt werden. Die Ueberladung des Blutes mit Sauerstoff vermindert die Reizung der sensibeln Muskelnerven der Körpermusculatur ebenso wie die der Athem- und Herzmuskeln.

Die Frage nach den physiologischen Reizen wurde, wie schon erwähnt, häufig dadurch umgangen, dass man annahm, in den Ganglien fände eine Selbsterregung statt. Gibt es irgend eine anatomische Thatsache, auf die man sich dabei stützen kann? Zeigen z. B. die Ganglien des Respirationseentrums einen anderen Bau, eine andere Organisation, als andere Ganglien? Finden wir nicht im *noeud vital* dieselbe Theilung in eine Anzahl kleiner wirksamer Elemente wie anderswo? Kann Jemand anatomisch nachweisen, dass ein Ganglion, von dem eine motorische Faser zu einem Athemmuskel geht, eine andere Beschaffenheit hat als ein Ganglion, welches seine Fäden zu einem Extremitätenmuskel schiebt? Dass ein Ganglion eine wichtigere Function hat, wie ein anderes, bestreitet Niemand; aber die Dignität der Ganglien erhellt nicht aus ihrem Bau, aus ihren zelligen Eigenschaften, sondern nur aus den Verbindungen. Die Dignität der Ganglien wird bestimmt durch die Dignität der eentripetalen, das Ganglion erregenden und der eentrifugalen, die Erregung fortleitenden Nervenfasern.

Und was soll denn in aller Welt der Ausdruck Vaguseentrum vorstellen? Diese Bezeichnung setzt doch eine geschlossene Einheit voraus; man hat auch diese oder jene Substanz, Sauerstoff, Kohlensäure, Digitalis zu dieser Einheit in spezifische Beziehung gebracht. Der *vagus* ist eine grosse Heerstrasse, in der unter anderen die Erregungsnerven der Athmung aus den Lungen zur *medulla* aufsteigen. Sollen nun die Ganglien der Athmung einen Theil des Vaguseentrums bilden? Zweitens laufen in entgegengesetzter Richtung, aus der *medulla oblongata* austretend, die Erregungsnerven beider Herzpumpen. Diese stammen nicht aus Ganglien des *noeud vital*, sondern weit entfernt von der am *noeud vital* bezeichneten Stelle. Zerstört man diesen Punkt, vernichtet man:

- a) die Ganglien der Athemmuskeln;
- b) die centralen Endigungen des Lungenvagus;
- c) die centralen Enden der motorischen Nerven der Athemmuskeln;
- d) die centralen Enden der sensibeln Nerven der Athemmuskeln;
- e) die Erregungsnerven der gemeinsamen Musculatur beider Ventrikel an einer Stelle ihres Verlaufs, sowie

f) die Erregungsnerven der besonderen Musculatur des linken Ventrikels.

Eine Vernichtung dieser Stelle muss daher sofort tödtlich wirken. Aber man darf desswegen den Lebensknoten nicht als die nervöse Einheit des Daseins betrachten im Sinne der Neuristen, und nicht glauben, dass von hier aus alles Leben, alle Bewegung in letzter Instanz ausginge, so wenig wie die Bezeichnung „Vaguscentrum“ eine anatomische oder physiologische Berechtigung hat.

Der Annahme der Neuristen, dass eine Kraft sich selbst erzeuge, stehen die Vorstellungen der Humoralphysiologen entgegen, wonach die Substanzen die Centren erregen sollten. Man denke an die Geschichte der Kohlensäure, wie man sich Jahre hindurch bemühte, zahllose Experimente anstellte, die Kohlensäure als physiologische Ursache der Athembewegungen nachzuweisen, resp. das Gegentheil zu constatiren. Mit demselben Rechte hätte man auch andere Oxydationsproducte, z. B. Kreatin, Kreatinin, Harnsäure, Harnstoff als physiologische Ursachen ansehen können. Denn warum sollte man, wenn man dem durch die Lungen auszuscheidenden Endproducte, der Kohlensäure, eine das Athmungscentrum direct erregende Wirkung zuschrieb, nicht der Harnsäure eine das Nierencentrum direct erregende Wirkung zutheilen?

Wir unsererseits stellen, wie schon ausgeführt, jenen beiden Anschauungen, der Selbsterregung und der Erregung durch Substanzen, die Erregung durch Vorgänge entgegen. Für jede vorübergehende oder andauernde physiologische Reizung suchen wir einen vorübergehenden oder andauernden Vorgang.

Dass Jene sich von diesem Standpunct noch jetzt nicht losmachen können, dass die cellulare Theorie, welche auf anderen Gebieten so siegreich vorgedrungen ist, hier noch wenig Boden gefunden, liegt zum Theil daran, dass es sich bei den im Dienst des Organismus arbeitenden Organen in jedem Falle nicht um das Entstehen, die Fortdauer, das Verschwinden einer einzigen Reizung, sondern bei jedem Organ um eine ganze Reihe cellularer Vorgänge handelt. Ein cellularer Vorgang, der eine Reihe anderer cellularer Veränderungen im Gefolge hat und die Höhe der von ihm abhängigen cellularen Vorgänge bestimmt, tritt als physiologische Ursache der Thätigkeit dieses oder jenes Organes auf. Es handelt sich aber, wenn wir von der physiologischen Ursache der Thätigkeit dieses oder jenes Organs sprechen, niemals um einen einzigen Reiz (z. B. functionelle Restitution der Blutzellen als Reiz der Athmung), sondern um eine Reihe von Reizen, oder wenigstens um zwei Reize (in dem citirten Falle ausser der functionellen Restitution der Blutzellen noch secundär um die functionelle Veränderung der Blutzellen im Gewebe der

Athemmuskeln), unter denen allerdings einer (functionelle Restitution der Blutzellen als Reiz des Lungenvagus) insofern das vorwiegende Element bildet, als er die Höhe der anderen Reize bestimmt, und dieser insofern als die eigentliche physiologische Ursache angesehen werden muss.

Eine physiologische Ursache des Muskeltonus z. B., die durch die Perspiration bewirkte functionelle Restitution der Blutkörperchen in der Haut, wirkt erregend auf die Ganglien, von denen die motorischen Fäden zur Körpermusculatur abgehen. Dies ist ein Vorgang, dieser eine Reiz erzeugt unmittelbar einen anderen, denn die stärker gereizte Muskelzelle übt eine stärkere Einwirkung auf die passirende Blutzelle, und indem Muskel- und Blutzelle in eine intimere Beziehung treten, tritt eine lebhaftere Erregung der sensibeln Muskelnerven ein, die, wie wir später sehen, ihrerseits eine Reihe anderer stärkerer Erregungen (Herzaction) im Gefolge hat.

Diese secundären cellularen Vorgänge können nun nicht schnell beseitigt werden, als die veranlassende Ursache z. B. durch Durchschneidung des fortleitenden Nerven sistirt werden kann; die secundären Reize dauern noch fort und lassen erst allmählig nach.

Da nun diese secundär erzeugten Vorgänge und Reize gerade diejenigen sind, welche die am meisten in die Augen fallenden Erscheinungen hervorrufen, so ist der Irrthum begreiflich, dass man die eigentliche physiologische Ursache übersah und verlor, obsehon man ihr Wesen nicht kannte, für die Hauptsache für die physiologische Ursache gehalten hat. Die Gefahr lag um so näher, als man durch dieses oder jenes Mittel, z. B. Kohlensäure oder Sauerstoff, die secundären Vorgänge steigern oder vermindern kann.

Es zerfällt die ganze Reihe der physiologischen Reize in zwei Klassen, die **veranlassenden** und **consecutiven**. Die Steigerung eines einzigen veranlassenden Reizes hat immer die Steigerung eines oder einer ganzen Reihe consecutiver Reize im Gefolge.

Die functionelle Restitution der Blutzellen in den Lungen, erregt durch die *vagi* die Ganglien der Inspirationsmuskeln und steigert dadurch die zwischen den dortigen Muskelzellen, den passirenden Blutzellen und den Nervenzellen stattfindenden gegenseitigen Reizungen derart, dass Contractionen erfolgen. Der *vagus* steigert schon bestehende Zustände. Bestehen diese Zustände nicht, so ist auch die stärkste Reizung des *vagus*, wie das classische Experiment Rosenthal's beweist, machtlos. Der veranlassende Reiz zeigt sich nur in seinen consecutiven Reizen. Unterdrückt man die letzteren durch Ueberladung des Blutes mit Sauerstoff,

nach dem Henry-Dalton'sehen Gesetz, so hört mit Beseitigung der cellularen Vorgänge zwischen Muskel- und Blutzelle die Reizung der sensibeln Muskelnerven der Athemmuskeln auf. So ist die Maschine gestört, an der der *vagus* arbeitet; es erfolgt keine Contraction. Werden dagegen die consecutiven Reize durch Anhäufung von Kohlensäure so gesteigert, dass auch die Hülfsathemmuskeln in rythmische Thätigkeit gerathen, so erfolgt auf eine Reizung des *vagus* eine tetanische Contraction sämmtlicher Inspiratoren.

§. 16.

Da an der Athmung nicht ein einzelner, sondern eine ganze Anzahl von Muskeln und zwar unter den verschiedensten Verhältnissen in verschiedener Weise theilnimmt, so müssen wir diesen Punet noch etwas näher ins Auge fassen. Da man aus Traube's Untersuchungen wusste, dass bei allmählig wachsender Dyspnoe immer mehr und mehr Muskeln in Thätigkeit gerathen, und zwar in einer ganz bestimmten Reihenfolge: Zwerchfell, Rippenheber, Scaleni, Serratus posticus, so führte man dieses darauf zurück, dass die Nerven der betreffenden Muskeln in der angegebenen Reihenfolge immer schwerer und schwerer erregbar seien. Man sieht hier wieder eine neuristische Anschauung durchblicken, die den Nerven beliebig diese oder jene Eigenschaft zulegt, welche man gerade zur Erklärung dieser oder jener Erscheinung nothwendig hat.

Nach unserer Anschauung lässt sich die beregte Erscheinung nur darauf zurückführen, dass die consecutiven Erregungen, also die Reizung der sensibeln Muskelnerven, in der angegebenen Reihenfolge immer schwächer und schwächer sind, weil der normale Stoffwechsel der Muskeln in der obigen Reihe abnimmt. Dies führt zu der Annahme einer Differenz in der Stärke des Muskeltonus. Während wir bei der Perspiration sahen, dass die functionelle Restitution der Blutzellen in der Haut durch die centripetalen Hautnerven eine gleichmässige Steigerung des Tonus in der Körpermusculatur erzeugte (wenigstens können keine grossen Differenzen nachgewiesen werden), so sehen wir bei dem Lungengaswechsel, dass die functionelle Restitution der Blutzellen in den Lungen durch die centripetalen Vagusfäden eine ungleichmässige Steigerung der Reizung der Ganglien der Athemmuskeln erzeugt. Während die Einwirkung der Lungenvagi auf die Ganglien des Diaphragma beim Kaninchen so stark ist, dass consecutiv ein Rythmus erzeugt wird, so sind die anderen Inspiratoren nur in einem starken Tonus begriffen. Zwischen der Stärke des Tonus der einzelnen Athemmuskeln besteht aber wieder der quantitative Unterschied, dass die *levatores* den stärksten

Tonus, den stärksten Stoffwechsel, die stärkste Reizung der sensibeln Muskelnerven besitzen; die anderen absteigend in der oben genannten Reihenfolge. Nicht die Ganglien sind schwerer und schwerer erregbar, sondern die Reizung der Ganglien ist schwächer und schwächer.

Wenn nun bei pathologischen Zuständen durch eine mangelhafte functionelle Restitution der Blutzellen oder durch eine Circulationsverlangsamung eine Kohlensäureanhäufung im Blute eintritt, so übt sie da zuerst einen pathologischen Reiz aus, wo der grössere Stoffwechsel stattfindet: zuerst in den *levatoros costarum*; die *scaleni* sind noch in Ruhe, während die Steigerung der Reizung der sensibeln Muskelnerven schon längst die *levatoros* reflectorisch aus dem starken Tonus in den Rythmus hat umspringen lassen. Dann treten die *scaleni* in Rythmus u. s. w.

Bei Durchschneidung der *vagi* und demzufolge sofort eintretender Circulationsverlangsamung und Kohlensäureanhäufung treten daher die genannten Muskeln in Thätigkeit. Bei mässiger Reizung der *vagi* dagegen gerathen die Muskeln auch in umgekehrter Reihenfolge, wie sie in rythmische Thätigkeit getreten sind, ausser Thätigkeit, in dem Maasse, als die normalen Beziehungen zwischen Muskelzellen und Blutzellen wieder zur Norm zurückgeführt werden durch das allmähliche Verschwinden der Kohlensäure. (Aehnliche Erscheinungen, deren Erklärung wir für überflüssig halten, beobachtet man bei künstlich eingeleiteter Respiration.) Während z. B. die *scaleni* vom Rythmus in den Zustand der höchsten tonischen Erregung zurückgekehrt sind, arbeiten die *levatoros* mit dem Diaphragma noch im Rythmus. Reizt man dann den *vagus* stärker, so geräth das Diaphragma und andere arbeitende Muskeln in Tetanus. Aber nicht bloss die rythmisch thätigen, sondern auch scheinbar ruhende Muskeln, solche, welche wie die *scaleni* aus dem Rythmus in den starken Tonus zurückgekehrt sind, werden sich contrahiren; denn wenn sich zu diesen in der heftigsten tonischen Erregung befindlichen Muskeln plötzlich eine Steigerung der Vagusreizung, welche erregend und widerstandvermindernd zugleich wirkt, zugesellt, so kann der Tonus wieder in eine Contraction umspringen.

§. 17.

Bei den Thieren, bei welchen eine active Expiration stattfindet, contrahirt sich (wie Traube beim Kaninchen z. B. nachwies) der *obliquus abdominis externus*. Da derselbe nun vor der Geburt nicht in Action ist, da seine Thätigkeit ein Act ist, der mit der Athmung zusammenhängt; da ferner die physiologische Ursache der Athembewegungen in der functionellen Restitution

der Blutzellen in den Lungen, in der Reizung der *vagi* zu suchen ist, so muss die Action des *obliquus abdominis externus* abhängig sein von der Reizung der Lungenendigungen des herumschweifenden Nerven, das Experiment mag zu decretiren scheinen, was es will; da das Experiment nur die Controlle der philosophischen Speculation ist, letztere aber, durch andere Experimente gestützt, den *vagus* als Ursache der Athembewegungen nachweist, so muss auch, obschon das Experiment zu widersprechen scheint, die functionelle Restitution der Blutzellen in den Lungen die physiologische Ursache der Action des *obliquus abdominis externus* sein. Das ist, um mich eines von Rosenthal gebrauchten Ausdrucks zu bedienen, zum mindesten ebenso exact, wie irgend einer von den Schlüssen, welche Rosenthal jemals gemacht hat.

Wenn der *obliquus abdominis externus* beim Kaninchen durch den *vagus* erregt werden soll, so bleibt nur die Annahme übrig, dass die Ganglien der Inspiratoren mit den Ganglien des *obliquus abdominis externus* durch intercentrale Fasern verbunden sind.

Durch die Reizung der Ganglien des Zwerchfells wird secundär eine Erregung der Ganglien des *obliquus abdominis externus* erzielt, während bei anderen Thieren, Katzen, Hunden z. B., welche bei der normalen Expiration keine Muskeln gebrauchen, die auf die Expirationsganglien übergehende Reizung nicht so stark ist, um den Tonus in den Rythmus überspringen zu lassen. Bei mittelstarker Erregung der *vagi* des Kaninchens tritt eine mittelstarke Erregung der Inspiratoren und consecutiv der Expiratoren ein. Die Erregung beider Ganglien, oder um uns des landesüblichen Ausdrucks zu bedienen, beider Centren, hat zwei Functionen; einmal wird die durch sensible Muskelnerven anlangende Reizstärke gesteigert, zweitens wird der Widerstand vermindert. Von der durch den *vagus* erzeugten Reizstärke der Ganglien des Diaphragma wird ein Theil an die Ganglien des *obliquus abdominis externus* abgegeben. Bei mittlerer Reizung der *vagi* ist die Vertheilung eine mittlere. Anders aber gestalten sich die Verhältnisse, wenn die Reizung der *vagi* steigt. An den Erregungsnerven des Herzens, den *vagi*, sehen wir, dass von ihren beiden Eigenschaften, der erregenden und widerstandvermehrenden, bei grosser Stromstärke die widerstandvermehrende in dem Maasse das Uebergewicht erhält, dass die erregende Wirkung nicht zur Geltung gelangen kann, und das Herz in der *diastole* stehen bleibt. Analog müssen wir bei grosser Stromstärke am Lungenvagus ein Prävaliren der widerstandvermindernden Eigenschaft über die erregende voraussetzen. Unter dieser Voraussetzung erklären sich alle Erscheinungen von selbst.

Bis zu einem gewissen Punkte ist die Erregung der Expirationsganglien proportional der Reizung der Inspiratoren. Von diesen wird sie ersteren durch intercentrale Verbindungen mitgetheilt. Wird aber die Reizung der *vagi* sehr stark, so dass die Inspiratoren in Tetanus gerathen, so muss, da die Widerstandverminderung über die Stärke der Erregung prävalirt und demzufolge ein weit grösserer Theil der Reizstärke auf die Inspiratoren übergeht, die Erregung der intercentralen Leitung zu den Expirationsganglien sinken; der *obliquus abdominis externus* kehrt in Ruhe zurück.

So sehen wir in der That, während das Zwerchfell sich kräftig zusammenzieht, dass der vorher rythmisch thätige *obliquus abdominis externus* während der Reizung in Stillstand verharret.

Dauert die Reizung nur kurze Zeit, so nimmt der *obliquus* seine Thätigkeit etwas verstärkt wieder auf. Denn der Respirationsstillstand (die Sistirung der Action eines Circulationsapparats) hat durch allgemeine Circulationsverlangsamung eine Kohlensäureanhäufung und dadurch eine stärkere Erregung der sensibeln Muskelnerven veranlasst. Wenn dagegen der Reiz sehr lange dauert, so tritt nicht nur der *obliquus abdominis externus* in Thätigkeit, sondern es erfolgen aus dem eben angeführten Grunde auch heftige Contractionen aller Bauchmuskeln.

Wenn die Erregung des *vagus* mässig ist, wenn es gelingt, das Diaphragma zum Tetanus zu bringen und den *obliquus abdominis externus* ausser Dienst zu stellen, so findet dennoch immer eine Erregung des *obliquus* durch die intercentralen Nerven statt. Sie ist nur nicht mehr stark genug, den letzteren zur Zuckung zu veranlassen. Wird die zur Zuckung nöthige Reizstärke nun auf dem anderen Wege, durch den sensibeln Muskelnerven (durch Kohlensäureanhäufung) ersetzt, so beginnen in Folge dessen die Expirationsmuskeln sich zu contrahiren. Verstärkt man dann die Reizung des *vagus*, so wirkt derselbe in erhöhtem Maasse widerstandvermindernd auf die Inspiratoren; es fliesst ein grösserer Theil der Reizstärke in die Inspiratoren ab, während die Erregung der intercentralen Fasern selbst vermindert und so die beginnende Contraction der Expiratoren sistirt wird. Da die Reizung der Ganglien des *obliquus abdominis externus* resultirt aus der Reizung der von den Zwerchfellganglien kommenden intercentralen Fäden und der Reizung der sensibeln Muskelnerven des *obliquus* selbst, so kann durch die Verminderung der Reizung eines Summanden (der intercentralen Faser) die Gesammterregung der Ganglien so gering werden, dass keine Zuckung erfolgt. Durch Vermehrung des anderen Summanden (Reizung des sensibeln Muskelnerven) kann die ursprüngliche Gesammthöhe der Reizstärke

erreicht werden. Es braucht daher die Reizung des *vagus* ihre mittlere Höhe nur um etwas zu überschreiten, (gleichgültig, ob sie schon stark genug ist, das Diaphragma in Tetanus zu setzen, oder seine Contractionen zu beschleunigen,) um die Erregung der intercentralen Faser zu vermindern, dass der *obliquus abdominis* nicht mehr zuckt. Wenn nun durch die Circulationsverlangsamung die Reizung der sensibeln Muskelnerven stärker wird, so kann ich nicht einsehen, warum die Reizung der sensibeln Muskelnerven die Bauchmuskeln nicht reflectorisch zu Contractionen veranlassen sollte, da bei Kohlensäureanhäufung doch oft genug krampfhaftige Contractionen sämtlicher Körpermuskeln beobachtet werden. Ich kann daher Rosenthals Satz: „Was Budge veranlasst haben mag, Spuren solcher Contractionen anzunehmen, vermag ich nicht zu sagen, wenn nicht Stromschleifen es gewesen sind“; durchaus nicht beitreten. Thatsache ist, dass Budge solche Contractionen gesehen hat, und wenn Rosenthal von dem Stillstand des *obliquus abdominis externus* bei Vagusreizung sagt: „Es giebt wohl keine schlagendere Beweise für die Unrichtigkeit der Budge'schen Behauptung, dass die Erregung des *vagus* die Ausathmung anrege, wenn es eines solchen Beweises nach den bisherigen Erfahrungen überhaupt noch bedarf“, so muss ich dem entgegen: der *vagus* regt wohl die Ausathmung an, so gut wie die Einathmung, und wenn bei starker Vagusreizung die Ausathmung unterdrückt wird, so hat diese scheinbar paradoxe Thatsache in der obigen Auseinandersetzung ihre Erklärung gefunden.

Da bei Hunden und Katzen die Reizung der intercentralen Nerven so gering ist, dass der *obliquus* nicht mitarbeitet, so ist klar, dass eine Reizung des *vagus* über die normale Stärke und dadurch eine Verminderung der Erregung der intercentralen Fasern keine Einwirkung hat. Es beweist dies also ebensowenig wie das ausser Action Treten der *obliqui* bei Kaninchen die Irrigkeit der Budge'schen Behauptung.

§. 18.

Die Richtigkeit derselben aber wird schlagend bewiesen durch das Verhalten des *laryngeus superior*, dessen Kenntniss wir den schönen Versuchen Rosenthal's verdanken.

Bei Reizung des *laryngeus superior* tritt Folgendes ein:

1) Die Respirationsfrequenz nimmt ab.

Bei genügender Stärke der Reizung tritt Stillstand des Zwerchfells ein.

2) Man beobachtet passive Bewegungen des Zwerchfells, bedingt durch Bewegungen des Brustkorbes, welcher sich oft stoss-

weise und schnell verengert und erweitert. Bei jeder Verengung des Thorax geht das Zwerchfell in seinem mittleren Theile ein wenig abwärts, bei jeder Erweiterung des Thorax wieder aufwärts. Besonders stark sind diese passiven Bewegungen des Zwerchfells bei Hunden und Katzen, während sie bei den Thieren, welche beim ruhigen Athmen den Thorax gar nicht bewegen, nur schwach sind und erst auftreten, wenn die Erschlaffung einige Zeit gedauert.

3) Dauert die Erschlaffung des Zwerchfells mehrere Secunden, so werden die Bewegungen des Thorax und damit die passiven Bewegungen stärker; endlich erfolgt eine mächtige Contraction des Zwerchfells mit gleichzeitiger Ausdehnung des Brustkastens, und geht die Athmung wieder fort, erst langsam und tief, um sich allmählig dem vor der Reizung bestandenen Rhythmus wieder zu nähern.

4) Schwächere Reizung eines oder beider *laryngei superiores* hat Verlangsamung der Zwerchfellscontractionen zur Folge, so zwar, dass nicht der Act der Contraction oder Erschlaffung verlängert wird, wenigstens so weit man dies durch unmittelbare Anschauung beurtheilen kann, sondern so, dass die Pause zwischen zwei Zwerchfellscontractionen wächst.

5) Dauert der Stillstand des Zwerchfells längere Zeit, so beginnen bald Bewegungen des Brustkorbes, die Rippen werden ein wenig gehoben und fallen dann wieder in ihre Ruhestellung zurück. Bei starker Reizung sieht man eine deutliche Contraction der Brustmuskeln.

Aus dem Umstande, dass durch schwache Reizung der *laryngei* nach Rosenthal's eigener Beobachtung nicht der Act der Contraction oder Erschlaffung verlängert wird, geht hervor, dass jene widerstandvermindernde Eigenschaft des *vagus*, welche die Art der Respiration, den Modus der Contraction im Gegensatz zu den Kohlensäurezuckungen bestimmte, durch die Erregung des *laryngeus superior* nicht vernichtet wird. Die Bezeichnung des *laryngeus superior* als widerstandvermehrender Nerv ist demnach nicht so aufzufassen, als wenn ein Zusammentreffen der Laryngeusreizung mit der Erregung der *vagi* die widerstandvermindernde Eigenschaft der *vagi* (die Ausdrücke existiren einmal, und wir müssen uns ihrer bedienen) unterdrücke, und der Art der Contraction oder Erschlaffung einen andern Charakter gäbe.

Aus dem Umstande, dass beim Husten auf die Unterdrückung der Inspiration sofort die Expiration folgt, geht hervor, dass die Reizstärke, die in den Inspirationsganglien entsteht, für die Expiratoren verwandt werden muss. Denn da bei Laryngeusreizung Fälle vorkommen, wo das Zwerchfell vollkommen er-

schlafft, also eine Wirkung des *laryngeus* erzielt worden ist, und demnach kein einziger expiratorischer Muskel sich zusammenzieht, so kann eine erregende Wirkung des *laryngeus superior* schwerlich angenommen werden. Die Wirkung desselben kann daher nur darin bestehen, dass er den physiologischen Athmungsreiz des *vagus* von den Ganglien der Inspiratoren in die der Exspiratoren überleitet.

Es geht hieraus zunächst hervor, dass die Fäden des *laryngeus superior* nicht zu den Ganglien der Exspiratoren verlaufen, sondern zu denen der Inspiratoren. Diese werden durch die Wirkung des *laryngeus* zum Stillstand gebracht, und die auf dem *vagus* ankommende Reizstärke muss auf die Expirationsganglien überfließen. Trifft sie in nöthiger Stärke ein, so werden die Exspiratoren zur Contraction veranlasst. Liefen die Fäden des *laryngeus* auch direct zu den Expirationsganglien, so könnte keine Contraction der Exspiratoren stattfinden, wenn die Inspiratoren durch die Wirkung des *laryngeus* zum Stillstand gebracht sind. Denn die Wirkung, die auf die Inspiratoren geübt wird, würde sich auch auf die Exspiratoren erstrecken. Oder will man annehmen, dass ein und derselbe Nerv für die Muskelganglien der Ein- und Ausathmung eine **wechselnde Form** der Erregung hat?

Wir haben die eigenthümliche Eigenschaft des Lungenvagus kennen gelernt, dass er die Art der Zuckung der Athemmuskeln bestimmt, und wurde diese Eigenschaft als widerstandvermindernde bezeichnet. Bei stärkerer Erregung der *vagi* wächst diese Eigenschaft in weit höherem Grade, als die erregende, so dass ein Theil der Reizung, der sonst durch intercentrale Fäden zu den Ganglien des *obliquus abdominis externus* etc. abfließt, trotz der gesteigerten Erregung vermindert wird und den Stillstand des *obliquus* bewirkt.

Jene widerstandvermindernde Eigenschaft der *vagi*, welche den permanenten Tonus der Thoraxmuskeln herstellt und die Art der Contraction bestimmt, gestatte man mir, als tonisirende Eigenschaft des *vagus* zu bezeichnen. Ich sage also: Die tonisirende Eigenschaft des *vagus* geht durch Reizung des *laryngeus superior* nicht verloren, denn weder ändert sich die Art der Contraction, noch zeigt die Curve des Phrenographen jenes Sinken und jene Unregelmässigkeit, die wir als Characteristicum des Verschwindens dieser **tonisirenden** Eigenschaft kennen gelernt haben. Der *laryngeus superior* verhindert nur den Uebergang der Vagusreizung in die Inspiratoren; daher fließt die Reizstärke der *vagi* durch die intercentrale Leitung zu den Expirationsganglien und veranlasst diese zu Zuckungen. Dass es die Reizung durch die *vagi* ist, welche in die Exspiratoren abfließt, das sehen wir aus der Art der Contraction, welche einen ganz anderen Character hat,

als die (durch Kohlensäureanhäufung veranlasste) Contraction der Exspiratoren nach Vagusdurchschneidung.

Wir müssen jetzt einen Augenblick zu der Expirationsstellung des Thorax zurückkehren. Der Unterschied zwischen der foetalen Weite und der Expirationsweite des Thorax wird dadurch zu Stande gebracht, dass sich die Muskeln des Thorax in einer permanenten andauernden Contraction befinden. Wir hatten uns überzeugt, dass dieser andauernde Tonus der Inspiratoren durch die Erregung der *vagi* hervorgebracht werde.

Es wird aber wohl Niemand bezweifeln, dass, ebensogut wie die Inspiratoren, auch die Exspiratoren an der Fixirung des Thorax in Expirationsstellung, theilnehmen. Denn die Stellung des Thorax ist das Product der antagonistischen Muskelgruppen. Woher rührt die nach der Geburt eintretende andauernde Erregung der Exspiratoren? Ist der permanente Tonus derselben ebenso wie der der Inspiratoren das Product der Reizung der *vagi* oder, da Beziehungen zwischen dem *laryngeus superior* und den Exspiratoren zu bestehen scheinen, das Product der Erregung des *laryngeus superior*?

Dass die Erregung der *vagi* den Tonus auch der Exspiratoren bestimmt, geht aus folgenden Betrachtungen hervor.

1) Der *laryngeus superior* ist nur ausnahmsweise in Erregung, wenn besondere Reize die Schleimhaut des Kehlkopfs treffen. Zwar könnte man sagen: das Vorbeistreichen der Luft an der Schleimhaut, in der die Endigungen des *laryngeus* verlaufen, und der dadurch eintretende Wasser- und Wärmeverlust kann ebensogut eine physiologische Ursache der Erregung des *laryngeus* sein, als die Perspiration der Haut die physiologische Ursache der Erregung der sensibeln Hautnerven und dadurch des Tonus der Körpermusculatur ist. Indessen, da, wie schon bemerkt, Fälle vorkommen, wo bei Reizung der Nerven trotz Sistirung der Inspiration keine Contraction der Exspiratoren eintritt, so müssen wir die Annahme, dass eine directe Erregung des *laryngeus superior* auf die Exspiratoren vorhanden sei, ablehnen.

2) Da wir andererseits zu dem Schluss kamen, dass die physiologische Ursache der Erregung der rythmischen Action des *obliquus abdominis externus* als eine durch intercentrale Fäden fortgeleitete Erregung der Lungenvagi aufzufassen sei, so müssen wir die Erregung der *vagi* auch als physiologische Ursache des Tonus der Exspiratoren annehmen. Denn an Automatic, wie an eine directe Reizung der Expirationsganglien durch das in der *medulla oblongata* circulirende Blut wird nach den Resultaten des 2^{ten} Heftes doch wohl Niemand mehr denken.

Wer nun mit meiner Schlussfolgerung nicht einverstanden ist, der weise am Respirationsapparat einen zweiten andauernden

physiologischen Vorgang (ähnlich der functionellen Restitution der Blutzellen in den Lungen) und eine neue Nervenbahn (ähnlich dem Lungenvagus) nach, durch deren andauernde Erregung der andauernde Tonus der Exspiratoren sich erklären liesse.

Bis dahin bleibt uns also nur die Annahme übrig, dass die *vagi* zunächst mit den Ganglien der Inspiratoren in Verbindung stehen und auf diese erregend einwirken. Bei einigen ist die Erregung durch die *vagi* so stark, dass diese Inspiratoren in rythmische Action gerathen. Das Maass der Erregung der Inspiratoren ist bei den Thieren verschieden, indem die Katzen und Hunde z. B. bei normaler Athmung den Thorax mitbewegen, während bei Kaninchen der Thorax in Ruhe stehen bleibt. Muskeln, die bei Katzen und Hunden im Rythmus arbeiten, stehen beim Kaninchen nur in starkem Tonus.

Die Expirationsganglien sind durch intercentrale Fäden mit den Ganglien der Inspiratoren verbunden. Ein Theil der Vagusreizung wird daher von den Ganglien der Inspiratoren fortgeleitet. Während aber bei Katzen und Hunden die fortgeleitete Reizung der *vagi* bei keinem Expirator eine solche Höhe erreicht, dass eine Zuckung erfolgt, sondern nur ein starker Tonus veranlasst wird, erreicht die fortgeleitete Reizstärke beim *obliquus abdominis externus* des Kaninchens eine derartige Höhe, dass der *obliquus* sich rythmisch contrahirt. Die Inspiratoren erleiden also die mächtigste Einwirkung der Erregung der *vagi*, wie die Athmung bei Hunden und Kaninchen beweist, und die Exspiratoren erhalten mittelst der intercentralen Nerven nur Theile der Reizstärke.

§. 19.

Einen Fingerzeig, um die Aufeinanderfolge der In- und Expiration zu erklären, giebt uns eine Thatsache, die Rosenthal auf Seite 80 seines Werkes folgendermaassen beschreibt:

„Auf das plötzliche Zusammensinken des Thorax folgt eine Pause, deren auffallende Länge ganz characteristisch für die Vagusdurchschneidung ist; in vielen Fällen, und zwar besonders in den späteren Zeiten nach der Durchschneidung, folgt dann erst eine active Expiration mit Contraction der Bauchmuskeln und der Exspiratoren des Thorax, welche unmittelbar und ohne dazwischen fallende Pause in die folgende Inspiration übergeht.“

Wir sehen hieraus, dass es der *vagus* ist, dessen Einwirkung auch die Aufeinanderfolge der In- und Expiration bestimmt, und dass nach der Durchschneidung desselben die Direction der Athembewegungen verloren geht (dass bei der Herzaction eine ähnliche Erscheinung beobachtet ist, wo erst die Kammern und dann die Vorkammern zucken, ist mir nicht bekannt). Da die Erregung der *vagi* vorzugsweise

die Inspirationsganglien trifft, die Expirationsganglien normal nur einen kleinen Theil der fortgeleiteten Reizstärke erhalten, so ist klar, dass die Exspiratoren (mit Ausnahme des *obliquus abdominis externus* mancher Thiere) erst zu arbeiten beginnen, wenn bereits eine stärkere Erregung ihrer sensibeln Muskelnerven auf die bekannte Weise eingetreten ist. Denn bei einer künstlichen Respiration von gewisser Stärke, bei der fast normale Athembewegungen eintreten, lässt auch die stärkste Erregung der *vagi* die nicht rythmisch thätigen Muskeln fast ohne nachweisbare Beeinflussung. Wenn also auch der Lungenvagus den Tonus der accessoriischen Inspiratoren und der Exspiratoren herstellt, so ist die Action derselben doch in geringerem Maasse das Product der Reizung der *vagi*, als vielmehr der sensibeln Muskelnerven. In dem Maasse, wie die Erregung des *vagus* auf die einzelnen Muskeln der In- und Expiration abnimmt, muss die durch die sensibeln Muskelnerven herbeigeführte Reizstärke zunehmen, um die zu einer Zuckung nöthige Gesamtsumme der Reizung zu liefern. Bei einer Durchschneidung des *vagus* verlieren daher die Ganglien ungleich an Reiz; es kann daher bei den Muskeln, bei denen der Ausfall am geringsten ist (Exspiratoren), derselbe (*ceteris paribus*) am frühesten durch zunehmenden Reiz der sensibeln Muskelnerven ersetzt werden. So erklärt es sich vielleicht, dass nach Verschwinden der Vagusreizung in vielen Fällen eine präinspiratorische Contraction der Exspiratoren eintritt.

Wir sehen also, dass alle Erscheinungen am Respirationsapparat, als da sind: das physiologische Athmen, die Erscheinungen der Vagusdurchschneidung, der Vagusreizung und Laryngeusreizung einfach erklärt werden können durch die Annahme, dass der *vagus* die Ganglien des Respirationsapparats direct erregt. Dadurch, dass die foetale, durch den geringen Stoffwechsel der Muskeln selbst unterhaltene Erregung der Ganglien durch die Erregung des *vagus*, also durch die functionelle Restitution der Blutzellen in den Lungen verstärkt wird, erfolgen rythmische Entladungen der Ganglien. Dann bestimmt noch die Erregung der *vagi* die Art der Contraction selbst; und drittens hält dieser auch in den Pausen die Muskeln des Respirationsapparats in einer bestimmten Erregung.

Dieser Einfluss der *vagi* erstreckt sich nicht nur auf die Ganglien der Inspiratoren, sondern von diesen aus durch intercentrale Fäden auch auf die Exspiratoren.

Heftige Erregung der *vagi* vermindert die Einwirkung auf die Exspiratoren, indem die erzeugte Reizstärke in weit höherem Maasse in die Inspiratoren abfließt.

Eine gegentheilige Wirkung wird hervorgerufen durch Rei-

zung des *laryngeus superior*, der, ohne die durch den *vagus* erzeugte Erregung qualitativ zu verändern, dieselbe in die Exspiratoren dadurch überleitet, dass er den Uebergang der Reizung auf die Inspiratoren verhindert.

Wenn der Entdecker der physiologischen Einwirkung des *laryngeus superior* auf die Athmung die Eigenschaften des *vagus* und *laryngeus* durch die Worte präcisirt hat: „Während also die Erfolge der Vagusreizung sich darstellen durch eine Verringerung des im respiratorischen Centralorgan angenommenen Widerstandes, müssen wir annehmen, dass dieser Widerstand durch Laryngeusreizung vermehrt werde“, so können wir uns dieser Erklärung nicht anschliessen.

Einmal kann dem *laryngeus superior* keine erregende Eigenschaft zugeschrieben werden. Er kann daher zweitens dieser erregenden Eigenschaft nicht, wie der *vagus*, einen bestimmten Character verleihen, der sich in dem Act der Muskelcontraction selbst ausprägen würde. Es kann aber drittens auch nicht nachgewiesen werden, dass er den Character der Vagusreizung änderte; wenigstens constatirt Rosenthal ausdrücklich, dass nicht der Act der Contraction oder Erschlaffung verlängert wird. Es würde ihm jedenfalls aufgefallen sein, wenn in dem Act der Contraction eine Veränderung vor sich gegangen wäre.

Die einzige Thätigkeit, im Gegensatz zu der dreifachen des *vagus*, die wir dem *laryngeus superior* nachweisen können, ist die, dass er den Uebergang der Reizung auf die Inspiratoren erschwert, wodurch die durch die intercentralen Fäden zu den Expirationsganglien gelangende Reizung der *vagi* eine solche Höhe erreicht, dass die Exspiratoren sich contrahiren.

Die Wirkung des *laryngeus superior* lässt sich vergleichen mit der Wirkung des Dampfvertheilungsschiebers einer Dampfmaschine. Er weist unter besonderen Verhältnissen der vom *vagus* kommenden Reizung einen anderen Ort der Wirkung an; er lässt die Maschine rückwärts gehen.

Es ist klar, dass eine schwache Reizung des *laryngeus superior* die Anzahl der Respirationen vermindert, aber die Intensität der Athmung vermehrt, ohne auf die Exspiratoren eine Einwirkung zu haben. Denn einmal wird dem Uebergang der Erregung auf die Inspiratoren kein so erheblicher Widerstand entgegen gesetzt; die durch die intercentralen Fäden zu den Expirationsganglien abgehende Stromstärke erreicht nicht die nöthige Stärke, um die Exspiratoren zur Zuckung zu veranlassen. Dann tritt auch durch die (wenn auch veränderte) Fortdauer der Thätigkeit des respiratorischen Circulationsapparates keine mit Kohlensäureanhäufung verbundene nennenswerthe Circulationsverlangsamung ein, welche eine stärkere Reizung der Endigungen der

sensibeln Muskelnerven und dadurch eine Contraction der Exspiratoren herbeiführen könnte.

Wenn aber bei etwas verstärkter Reizung des *laryngeus* die Athembewegungen sistirt werden, so gestaltet sich die Sachlage anders. Zwar erreicht die in die intereentrale Verbindung abgehende Stromstärke noch keine solche Höhe, um die Exspiratoren zur Contraction zu zwingen; aber die durch den Respirationsstillstand erzeugte Verlangsamung des Blutstromes veranlasst eine Kohlensäureanhäufung, die zu einer stärkeren Reizung der Endigungen der sensibeln Muskelnerven führt. Sowohl die Ganglien der Inspiratoren als der Exspiratoren werden stärker erregt. Da der Abfluss der Reizung in die Inspiratoren aber nur einen mässigen Widerstand findet, so tritt bald ein Durchbruch, eine mächtige Contraction der Inspiratoren ein. Die verstärkt eintretende Athmung beseitigt rasch die Kohlensäureanhäufung, so dass die Erregung der sensibeln Muskelnerven der Exspiratoren schnell wieder vermindert wird.

Bei noch mehr verstärkter Reizung der *laryngei* dagegen tritt eine Contraction der Exspiratoren ein. Der andauernde Respirationsstillstand bringt sogleich eine Kohlensäureanhäufung und damit eine Erregung der sensibeln Muskelnerven hervor. Da der Abfluss der Reizung in die Inspiratoren aber einen unüberwindlichen Widerstand (in Folge der sehr starken Laryngeusreizung) findet, so schwillt die Erregung der intereentralen Fäden zu grosser Höhe an; eine mächtige Contraction der Exspiratoren muss erfolgen.

Aus diesem Verhalten des *vagus* und *laryngeus* erklärt es sich auch, dass nach Durchschneidung beider *vagi* sehr schwer eine vollständige, langdauernde Erschlaffung des Zwerchfells durch Erregung der *laryngei* zu bewirken ist. „Dagegen (Rosenthal S. 68) wird man stets sehen, dass die nach Durchschneidung der *vagi* schon ohnehin so lange Pause zwischen zwei Zwerchfellscontractionen bei Erregung eines oder beider *laryngei* noch mehr verlängert wird, und zwar kann sie auf mehr als die doppelte Zeit steigen.“ Es zeigen diese Erscheinungen zunächst, dass der *laryngeus* nicht nur ein Antagonist des *vagus* ist, sondern dass er auch zu verhindern vermag, dass die durch die sensibeln Muskelnerven herbeigeführte Reizung sich in die Inspiratoren ergiesst.

Da aber die Eigenschaften der Vagusreizung in viel höherem Grade auf die Ganglien der Inspiratoren, als auf die der Exspiratoren wirken, da ferner die in den Ganglien durch *vagus* und sensible Muskelnerven erzeugte Reizung in Folge der widerstandvermindernden Eigenschaft zum grössten Theil in die Inspiratoren, zum geringsten Theil in die Exspiratoren abfliesst, so beruht die Wirkung des *laryngeus* darin, dass er die normale Vertheilung

der Vaguswirkung verändert. Sind nun die *vagi* durchschnitten, so wirkt nur der Reiz sensibler Muskelnerven sowohl auf In- wie Expirationsganglien. Diese werden jetzt, da ja fast alle Muskeln in Rythmus arbeiten, ziemlich gleich stark erregt, ein Ueberfließen der Reizung durch die intercentrale Faser kann nur in beschränktem Maasse stattfinden. Der gereizte *laryngeus* ist zuletzt nicht mehr im Stande, der heftig anwachsenden Reizung der Inspirationsganglien mit Erfolg entgegen zu wirken. Trotz der heftigsten Reizung des *laryngeus* gelingt es selten, eine andauernde Erschlaffung des Diaphragma zu erzielen.

§. 20.

Auch die Annahme, dass die Expirationsganglien durch intercentrale Fäden mit denen der Inspirationsganglien verbunden sind und von den Inspirationsganglien aus erregt werden, wird immer wahrscheinlicher und erhebt sich fast zur Gewissheit, wenn man das Herz betrachtet. Bei Trennung der Vorhöfe eines Froseh-herzens vom Ventrikel hören die Vorhöfe auf zu pulsiren, während die Kammer weiter zuckt. Die Annahme erscheint natürlich, dass die Ganglien der Vorhöfe durch intercentrale Fäden, die bei Trennung der Vorhöfe von der Kammer durchschnitten werden, mit denen der Kammer verbunden sind, und von diesen ebenso eine fortgeleitete Reizung des Herzvagus erhalten, analog dem Vorgang zwischen den Ganglien der Inspiratoren und des *obliquus abdominis externus*. Sollten beim respiratorischen Circulationsapparat nicht ähnliche Verhältnisse existiren, wie bei den anderen Circulationsapparaten? Die fortgeleitete Reizung ist nur ein geringer Theil der durch die Lungen- und Herzvagi erzeugten Reizstärke, und wenn die Expiratoren, welche die fortgeleitete Reizung der Lungenvagi erhalten, erst nach den Inspiratoren sich contrahiren, die Vorhöfe, welche die fortgeleitete Reizstärke der Herzvagi erleiden, aber vor den Kammern sich zusammenziehen, so scheint dieser Gegensatz bedingt zu sein durch den Gegensatz der Erregungsnerven. Denn während die Erregungsnerven der Athmung zugleich widerstandvermindernd wirken, wirken die Erregungsnerven der Herzen zugleich widerstandvermehrend. *)

*) Von manchen Seiten hat man die Erregungsnerven des Herzens im Sympathicus gesucht und den Herzvagi keine erregende, sondern nur regulatorische Thätigkeit zugeschrieben. Wenn auf Reizung des Halssympathicus eine Vermehrung der Herzaction eintritt, so ist das ein leicht erklärliches Phänomen, welches durchaus nicht zu der Annahme berechtigt, im Sympathicus verliefen die Erregungsnerven des Herzens. Bei Reizung des Sympathicus werden die Gefässnerven der Coronararterien gereizt. Mit der Ver-

Wir haben gesehen, dass die widerstandvermehrnde oder vermindernde Eigenschaft der verschiedenen auf der Heerstrasse des *vagus* verlaufenden Fasern in weit höherem Grade mit steigender Stromstärke zunimmt, als die erregende; in dem einen Falle ist Tetanus der Inspiratoren, in dem anderen Falle Stillstand des Herzens in *diastole* die Folge starker Ströme.

Indem nun beim Herzen unter normaler Erregung der Herzvagi ein Theil der Reizung (der erregenden und widerstandvermehrenden) von den Ganglien der Kammern in die intercentrale Leitung zu den Ganglien der Vorhöfe geht, hat die Reizung der Vorhofsganglien schon längst die Höhe der Reizung, welche zu einer Contraction erforderlich ist, erreicht. Der Vorhof kann sich daher schon contrahiren, während die Reizung der Kammerganglien noch stärker anschwellen muss, um den dort stärkeren Widerstand zu durchbrechen. Desshalb contrahiren sich die Vorhöfe früher als die Ventrikel.

Indem andererseits beim respiratorischen Circulationsapparat unter normaler Erregung der Lungenvagi ein Theil der erregenden und widerstandvermindernden Reizung von den Ganglien der Inspiratoren in die intercentrale Leitung zu den Ganglien des *obliquus abdominis externus* geht, haben die Ganglien der ersteren bereits die zu einer Zuckung erforderliche Reizstärke erlangt. Die Inspiratoren contrahiren sich schon, weil der Widerstand hier viel früher durchbrochen wird, während die Reizung der Ganglien der Exspiratoren stärker anschwellen muss, um auf die Exspiratoren übergehen zu können. Indem die Herzvagi erregen und zugleich dem *laryngeus superior* ähnlich Widerstand erzeugen, bewirken sie die Contraction der Vorhöfe vor den Ventrikeln, die Lungenvagi, welche erregen und zugleich den Widerstand vermindern, eine Contraction des *obliquus abdominis externus* auch den Inspiratoren.

Die widerstandvermindernde Eigenschaft der Lungenvagi wächst in bedeutenderem Grade als die erregende; diese erstere

engerung der Coronararterien tritt natürlich eine Verlangsamung des die Herzsubstanz passirenden Blutstroms ein. Wie wir im 2^{ten} Heft sahen, dass nach Durchschneidung der *vagi* durch die Blutverlangsamung eine stärkere Reizung der sensibeln Muskelnerven eintrat, welche heftige Contractionen der Athemmuskeln veranlasste, so tritt bei der durch Reizung des Halssympathicus in den Coronararterien eingetretenen Blutverlangsamung eine heftige Reizung der sensibeln Muskelnerven des Herzens ein, welche reflectorisch zu energischeren und frequenteren Contractionen Veranlassung giebt. Die im Sympathicus zu den Coronararterien verlaufenden Gefässnerven darf man aber darum nicht als Erregungsnerven des Herzens bezeichnen. Diese liegen vielmehr im Herzvagus, der kein regulatorischer, sondern ein Erregungsnerv mit zugleich widerstandvermehrnder Eigenschaft ist.

wird daher bei steigendem Reiz nicht eine proportionale, sondern eine weit höhere Wirkung erzielen. Die Erregung der *vagi* trifft zuerst die Inspiratoren; ein Theil dieser Reizung wird durch intercentrale Fäden den Exspirationsganglien zugeführt. Die Wirkung des *vagus* kann daher viel schneller die Inspiratoren zur Contraction veranlassen, als die Exspiratoren; denn die Wirkung muss da zuerst eintreten, wo der grössere Reiz stattfindet.

Beim Herzvagus gestaltet die Sache sich umgekehrt. Da die Herzvagi neben der erregenden eine widerstandvermehrnde Eigenschaft besitzen, und auch diese mit der Steigerung des Reizes in weit höherem Maasse wächst, so muss die Wirkung da zuerst eintreten, wo der geringere Reiz stattfindet. Daher contrahiren sich hier zuerst die secundär erregten Vorhöfe, während die direct erregten Herzkammern folgen.

Wird nun die Reizung der Erregungsnerven des Herzens sehr stark, so wird zuerst der Widerstand in den Ganglien der Kammern eine solche Höhe erreichen, dass eine Contraction derselben nicht mehr erfolgt. Aber da nun auch der Abfluss der Reizstärke nach der Seite der Vorhöfe hin ein bedeutenderer ist, so muss auch der Widerstand in den Ganglien der Vorhöfe (umgekehrt wie in den Ganglien der Exspiratoren bei Laryngeusreizung) so wachsen, dass deren Contraction verhindert wird.

Bei starker Reizung der Lungenvagi dagegen wird der Widerstand in den Ganglien der Inspiratoren so erleichtert, dass fast die ganze Reizstärke in die Inspiratoren übergeht; der Abfluss der Reizung zu den Ganglien des *obliquus* wird vermindert und die Contraction derselben lässt nach.

Die entgegengesetzten Verhältnisse, in dem einen Falle zu heftige Reizung, im andern Falle Reizlosigkeit, rufen die gleiche Erscheinung hervor; Vorhöfe und Exspiratoren werden zur Ruhe veranlasst.

Zu starke Reizung beider *vagi* ruft entgegengesetzte Erscheinungen hervor; die Herzkammern bleiben in *diastole* stehen; die Inspiratoren werden tetanisch contrahirt.

Durch diese Differenz der Erregungsnerven des respiratorischen Circulationsapparats und der Herzpumpen erreicht der Organismus den Zweck, eine möglichst grosse Arbeitsgrösse bei möglichst geringem Aufwand an Muskelkraft zu erzielen. Die active Expiration verkleinert das Volumen des Thorax über die Ruhestellung hinaus, wo der Zug der Inspiratoren der Elasticität des Thorax das Gleichgewicht hält. Lässt die Expiration nach, so sucht der Thorax wieder von selbst jene Ruhestellung einzunehmen, kommt also dadurch der folgenden Inspiration zu Hülfe; denn diese Erweiterung wirkt schon als theilweise Inspiration. Die Inspiratoren selbst brauchen nur den Thorax um so viel we-

niger zu erweitern, als schon durch jene in Folge des Nachlasses der Exspiratoren eingetretenen Muskelzug das Volumen des Thorax erweitert worden war. Bedenkt man nun, dass in der Nähe der Ruhestellung die Ueberwindung der elastischen Widerstände am leichtesten ist, dass die elastischen Kräfte, also damit die entgegenstehenden Widerstände des Thorax bei der Erweiterung desselben in ungleich höherem Maasse zunehmen, und zuletzt nur mit Aufwand einer ungemein grossen Muskelkraft eine nur geringe Erweiterung des Brustkorbes stattfinden kann, so wird es klar, wie sehr eine active Expiration zur Erleichterung der folgenden Inspiration, zur Erhöhung der Exeursionsfähigkeit des Thorax beiträgt.

Eine solche active Expiration (so z. B. durch Contraction des *obliquus abdominis externus*) finden wir nur bei einer Anzahl von Thieren (z. B. Kaninchen), während bei anderen (Hunden und Katzen) die Expiration allein durch die Elasticität des Thorax herbeigeführt wird.

Bei Hunden und Katzen ist die Stromstärke, welche normal von den Ganglien der Inspiratoren in die intercentrale Leitung zu den Ganglien der Exspiratoren geht, nicht gross genug, um ein Mitarbeiten eines Expirators zu veranlassen. Da nun ein grösserer Theil der Reizstärke des *vagus* den Inspiratoren verbleibt, so contrahirt sich nicht nur das Zwerchfell, sondern auch andere Inspirationsmuskeln.

Bei Kaninchen etc., wo die Erregung des *vagus* leichter von den Ganglien der Inspiratoren auf die der Exspiratoren übergehen kann, verbleibt ein geringerer Theil der Reizstärke des *vagus* den Inspiratoren, als bei den oben genannten Thieren. Die Reizstärke des *vagus* reicht also nicht mehr aus, um so viele Inspiratoren wie bei jenen in rythmischer Action zu erhalten, und wir sehen daher ausser dem Diaphragma weder die *levator costarum*, noch sonst einen der den Thorax erweiternden Muskeln in Action. Auch diese Thatsache der vergleichenden Physiologie erhärtet also, dass die Expiration von den *vagis* aus angeregt werde.

Die widerstandvermindernde Eigenschaft der Erregungsnerven des respiratorischen Circulationsapparats ist dadurch bedingt, dass für den Bluttransport zum linken Vorhof die Abzugswege (Athemungsbreite der Capillaren, vergleiche Heft 1) durch jeden einzelnen Athemzug erst geschaffen werden müssen. Es ist frequentes und wenig tiefes Pumpen der Respiration erforderlich, um capillare Zerreibungen und Lungenödem zu verhindern. Ferner entspricht bei sehr tiefen Inspirationen, wie wir schon früher gezeigt haben, die Menge des Bluttransportes nicht der aufgewandten Muskelkraft, und leiteten wir hieraus die sofortige Circulationsverlangsamung nach Vagusdurchschneidung ab.

Dagegen müssen aus zwei Gründen die Erregungsnerven der Herzen widerstandvermehrend wirken. Während die Füllung des respiratorischen Circulationsapparats mit Blut und Luft isochronisch mit der Contraction des Hauptmuskels (Diaphragma) stattfindet, findet die Füllung der anderen Circulationsapparate vor der Contraction des Hauptmuskels statt. Je energischer sich der Hauptmuskel der Respiration contrahirt, desto bedeutender ist die circulatorische Leistung. Die Leistung der Herzen dagegen hängt nicht nur von der Energie der Contraction der Hauptmuskeln, sondern auch von dem Grade ihrer Füllung ab; deshalb muss bei diesen ein Vorwerk arbeiten, um die Hohlmuskeln so zu füllen, dass der Bluttransport in die grossen Gefässe auch jedesmal proportional der Energie der Contraction ausfallen kann. Für die Athmung kann das Nebenwerk, die active Expiration, fehlen, indem diese durch elastische Kräfte allein ausgeführt werden kann. Die Nebenwerke der Herzpumpen müssen, und zwar vor den Hauptwerken arbeiten, damit diese die nöthige Speisung erhalten.

Um aber die Contraction der Vorhöfe vor den Ventrikeln eintreten zu lassen, müssen die erregenden Nerven zugleich widerstandvermehrend wirken, denn nur so ist die Aufeinanderfolge der Contraction der Vorhöfe und Ventrikel, wie oben erklärt wurde, denkbar.

Der zweite Grund liegt in der besonderen Construction der Apparate, welche wenig frequente, aber intensive Contraktionen machen sollen, damit auch hier bei möglichst geringem Kraftaufwand ein möglichst grosser Bluttransport ausgeführt werden kann. Da nämlich die Kammern, um das Blut in die Gefässe zu pressen, erst einen Druck auf ihren Inhalt ausüben müssen, der gleich ist dem Blutdruck in der Aorta, resp. der Pulmonalarterie, um gegen diese Druckhöhen das Gleichgewicht herzustellen und das Oeffnen der Semilunarklappen zu ermöglichen, und erst der Ueberschuss an Kraft zur Bewegung des Blutes verwandt werden kann, so wird von der aufgewandten Muskelkraft der Kammern immer ein Theil zu diesem Zwecke consumirt. Zieht sich nun die Kammer seltener aber energischer zusammen, so wird für jede bei gleichem Bluttransport weniger stattfindende Contraction die Kraft erspart, die zur Herstellung der gleichen Druckhöhe in Kammer und Aorta, resp. Pulmonalis, erforderlich ist. Seltener Contraktionen können aber nur dadurch erreicht werden, dass die Erregungsnerven zugleich widerstandvermehrend wirken, wie Experimente am Respirationsapparat zeigen. Denn bei leichter Reizung des *laryngeus superior*, wo der Widerstand in den Ganglien der Inspiratoren steigt und die Athmung seltener erfolgt, ist die Contraction der Inspiratoren um so energischer.

Die widerstandvermindernde und widerstandvermehrnde Eigenschaft der Erregungsnerven der drei Circulationsapparate, der Respiration einerseits und der beiden Herzpumpen andererseits, ist daher bedingt durch die Construction der Maschinen. Wenig frequente aber intensive Contractionen der Inspiratoren (nach Vagusdurchschneidung) haben trotz der gesteigerten Muskelaction eine Verminderung des Bluttransportes in den Lungen zur Folge; wie andererseits frequente aber wenig intensive Zuckungen der Herzpumpen (nach Vagusdurchschneidung) trotz der gesteigerten Muskelaction weniger Blut in die Aorta, resp. die Pulmonalis hineinpressen können.

Rosenthal sagt auf Seite 247 seines oft citirten Werkes: „Wir müssen uns zu diesem Zwecke entscheiden, ob wir für die Expiration ein besonderes Centrum annehmen wollen, oder unter ein Centrum für In- und Expiration. Geschieht das erstere, so müssen wir eine Verbindung eigenthümlicher Art zwischen beiden Centren annehmen, vermöge deren sie nur abwechselnd wirken können.“

In dem Folgenden neigt er aber der Annahme zu, „das Respirationscentrum stehe mit zwei der hypothetischen Widerstandseinrichtungen in Verbindung, deren eine in die Leitung zu den inspiratorischen, die andere in die Leitung zu den expiratorischen Nerven eingeschaltet wird.“

Johannes Müller verzichtet ganz auf eine Erklärung und nimmt eine nicht weiter definirbare Einrichtung in der *medulla oblongata* an, welche das beständig sich entwickelnde Nervenprincip abwechselnd in der einen und anderen Richtung entlade.

Budge spricht sich für zwei respiratorische Centra aus; das eine, der *noeud vital* des *Flourens* erregt die Inspiration; das andere Centrum erregt die Expiration. Der Ausathmungsapparat werde vom *vagus* in Thätigkeit gesetzt.

Wie das bekannte Experiment am Herzen zeigt, ist die Annahme zweier Centren mit intercentraler Verbindung eine Nothwendigkeit. Diese intercentrale Verbindung zwischen den Ganglien der beiden Centren ist nicht eine Verbindung eigenthümlicher Art, vermöge deren sie nur abwechselnd wirken können, sondern die abwechselnde Wirkung ist die nothwendige Folge der widerstandvermindernden, resp. vermehrenden Eigenschaft der Erregungsnerven der Circulationsapparate.

Budge sagt richtig, die Expiration werde vom *vagus* aus angeregt; aber nicht allein die Expiration, sondern auch die Inspiration wird vom *vagus* bestimmt. Das beständig sich entwickelnde Nervenprincip entladet sich desshalb einmal in der einen und dann in der anderen Richtung, weil eine ungleiche

Vertheilung desselben vorhanden ist. Bei der Respiration ist die zur Zuckung erforderliche Reizstärke an dem Ort der stärkeren Reizung (Inspiratoren) in Folge der widerstandvermindernden Eigenschaft der Lungenvagi weit eher entladungsfähig als an dem Ort der schwächeren Reizung (Exspiratoren). Beim Herzen tritt durch die widerstandvermehrnde Eigenschaft der Herzvagi das Umgekehrte ein.

Es ist keine Verbindung eigenthümlicher Art zwischen den Ganglien der Inspiratoren und Exspiratoren, zwischen den Ganglien der Kammern und Vorhöfe, sondern eine Eigenschaft eigenthümlicher Art der Erregungsnerven der drei Circulationsapparate, vermöge deren die active Expiration nach der Inspiration, die Contraction der Vorhöfe vor der Contraction der Kammern erfolgen muss.

§. 21.

Bekanntlich entsteht in den ersten Zeiten der Entwicklung in der Gegend des Halses eine cylindrische Verdickung; dieselbe wird bald hohl, und es lässt sich ein Zusammenhang mit Gefäßen constatiren. Aus dem vorderen Ende entspringen die Aortenbogen, welche sich nach hinten umbiegen und zur Aorta vereinigen. Das hintere Ende der cylindrischen Verdickung steht mit einem Venenstamm in Verbindung, der sich in zwei Aeste theilt. Dieses Herz beginnt fast unmittelbar nach seinem Entstehen zu pulsiren; die Wand des Cylinders treibt den zu Blutzellen entwickelten Inhalt durch dieses entstandene Gefäßsystem hindurch.

Das vordere Ende des cylindrischen Schlauchs schiebt sich allmählig nach hinten; das untere rückt nach vorn und oben. In dieser Periode sind drei sich nach einander rythmisch contrahirende Gefäßstellen vorhanden: der Venensinus (Vorhof), die Herzkammer und der Bulbus Aortae. Nachdem die Pulsation des Herzens schon eine Zeit lang bestanden hat, zeigen sich, zuerst in der Kammer, dann im Venensinus die Anfänge einer allmählig sich entwickelnden Scheidewand. Wir machen zunächst auf die Thatsache aufmerksam, dass die Scheidewand sich zu bilden beginnt, nachdem das Herz schon längst in voller Thätigkeit begriffen ist. Bis zur Geburt hat sich das Herz zu folgendem Zustand entwickelt.

Die Herzscheidewand ist ein dünnes Gebilde, da sie kaum die Dicke der Wandung des sogenannten rechten Ventrikels hat. Die Wandstärke des linken Ventrikels unterscheidet sich nur wenig von der des rechten Ventrikels. Wir wissen, dass die Muskelmasse des Herzens einmal aus der gemeinsamen Musculatur besteht, die beide Ventrikel umschliesst, und dass zweitens der

linke Ventrikel noch seine besondere Musculatur besitzt. Die besondere Musculatur des linken Ventrikels wird theilweise gebildet durch die Scheidewand zwischen linkem und rechtem Ventrikel; nur hier ist sie isolirt. Der übrige Theil der besonderen Musculatur des linken Ventrikels ist mit der gemeinsamen Musculatur beider Herzhöhlen verflochten. Will man nun aus der Stärke der Wandungen auf die zu leistende Arbeit schliessen, so ist für die besondere Musculatur nur die Scheidewand massgebend, da sie das Verhalten derselben isolirt repräsentirt.

Aus den Thatsachen:

- 1) dass die Scheidewand erst anfängt sich zu bilden, nachdem das Herz schon in Thätigkeit ist;
- 2) dass die Scheidewand vor der Geburt sehr dünn ist und nicht die Dicke der rechten Ventrikelwand erreicht;
- 3) dass die Scheidewand in den ersten Wochen nach der Geburt an Dicke zunimmt, und gleichzeitig die ganze äussere Wand des linken Ventrikels den dreifachen Durchmesser der Wandstärke des rechten Ventrikels erreicht;

aus diesen drei Thatsachen schliessen wir:

1) Die besondere Musculatur des linken Ventrikels ist ein für sich bestehendes selbstständiges Organ, und unabhängig von dem Hohlgebilde, in dem es entstanden, und mit dessen Wand es zur Hälfte verflochten ist.

2) Dieser im foetalen Herzen entstandene Apparat contrahirt sich vor der Geburt nicht; er übt keine functionelle Thätigkeit aus, wie das ihn umschliessende Hohlgebilde, sondern macht nur passive Bewegungen mit. Wäre er functionell thätig, so würde nicht ein solches Missverhältniss zwischen der Dicke des linken Ventrikels, der Scheidewand und des rechten Ventrikels sein.

3) Die besondere Musculatur hat mit der foetalen Circulation nichts zu thun, sondern tritt erst nach der Geburt in Thätigkeit, angeregt durch einen näher zu ermittelnden Reiz.

Es ist daher eine irrige Darstellung, wenn man sagt, das Herz bestehe aus zwei vollständig getrennten, übereinstimmend gebauten musculösen Hohlorganen; das Herz besteht vielmehr aus zwei in einander geschachtelten, nicht übereinstimmend gebauten Hohlorganen. Das äussere Hohlorgan, der nutritive Circulationsapparat, ist dazu bestimmt, sämmtlichen Geweben des Körpers das zur Ernährung bestimmte Blut zuzuführen. Es besteht wie das Herz der Reptilien aus zwei Vorkammern und einer Kammer. Dieses Organ ist an der Innenwand seiner linken Hälfte verflochten mit dem inneren Hohlorgan, dem secretorischen Circulationsapparat. Dieser erhält seine Erregungsnerven, einen Theil der Herzvagi, aus einigen Apparaten, die im Dienst des Organismus erst nach der Geburt arbeiten.

Dieser Circulationsapparat besteht nur aus einem Vorhof und einer Kammer, ähnlich dem Herzen der Fische.

Der Vorhof des secretorischen Circulationsapparats ist mit dem linken Vorhof der nutritiven Herzpumpe verflochten; die Kammer des ersteren mit der linken Hälfte der Kammerwand des zweiten.

Die nutritive Herzpumpe arbeitet nach der Geburt sowohl am kleinen, wie am grossen Blutkreislauf. Zu ihrer Unterstützung wirkt am kleinen Kreislauf der respiratorische Circulationsapparat, die Saug- und Druckpumpe der Athmung, während am grossen Kreislauf der secretorische Circulationsapparat mit seiner Thätigkeit hinzutritt. *)

Es ist ferner ein Irrthum, wenn Lehrbücher der Physiologie behaupten, das Herz der Fische und Batrachierlarven entspricht überhaupt nur der rechten menschlichen Herzhälfte. Das Herz der Fische und Batrachierlarven entspricht der nutritiven Herzpumpe, der gemeinsamen Musculatur beider Ventrikel, und Fische und Batrachierlarven unterscheiden sich von den höheren Wirbelthieren dadurch, dass sie nur zwei Circulationsapparate, den respiratorischen und den nutritiven, besitzen, und dass der letztere nicht zwei, sondern nur einen Vorhof besitzt.

Die nackten Amphibien haben ein recht instructives Herz. Sie besitzen den nutritiven Circulationsapparat, ohne die Entwicklungsanhänge des secretorischen. Da wegen der Nichtexistenz des secretorischen Circulationsapparates eine Trennung der Kiemen- und Körperarterie nicht nöthig ist, so führt eine gemeinsame Arterie aus dem nutritiven Circulationsapparat, die sich dann erst in Kiemen- und Körperarterien spaltet.

Erst bei den beschuppten Amphibien finden sich die Anhänge des secretorischen Circulationsapparats. Es sind zwei Herzkammern vorhanden, die aber, da der secretorische Circulationsapparat nur unentwickelt auftritt, durch eine Oeffnung mit einander communiciren. Obschon also bei der unvollständigen Scheidewand nur ein Kammerraum existirt, so entspringen doch Aorta und

*) Man wird mir die Willkür verzeihen, dass ich sowohl im 1. Heft der Kritischen Beiträge, wie in meiner Abhandlung „Ueber die Anwendung der Wellenlehre auf die Lehre vom kleinen Kreislauf und die Unterschiede der Blutbewegung in beiden Kreislaufshälften“, Berlin, Hirschwaldt 1867, die besondere Musculatur des linken Ventrikels als schon bei der Geburt thätig darstellte. Nur so wurde es möglich, die ideale Circulation zu entwerfen. Da ich nun der Triebkraft des linken Ventrikels eine bedeutendere Leistung vindicirte, als sie in Wirklichkeit besitzt, so war ich meinerseits gezwungen, um annähernd das Gleichgewicht herzustellen, auch die Arbeitsleistung als grösser anzunehmen; das geschah dadurch, dass ich die Menge des in der Zeiteinheit die Placenta passirenden Blutes grösser annahm, als sie in Wirklichkeit ist, nämlich gleich der Menge des in derselben Zeit die Körpereapillaren passirenden Blutes.

Pulmonalis nicht gemeinsam, wie bei den nackten Amphibien, sondern getrennt.

Wir sehen, wie mit dem Beginn des secretorischen Circulationsapparats die Gefässe des kleinen und grossen Kreislaufs selbstständig entspringen.

Die Bezeichnungen rechter und linker Ventrikel haben ihre volle Berechtigung, aber man muss sich nur vergegenwärtigen, dass beide den gemeinsamen Kammerraum der nutritiven Herzpumpe bilden; dass in diesem gemeinsamen Kammerraum sich ein der nutritiven Herzpumpe ähnlich gebauter Circulationsapparat gebildet hat.

So lange die Respirations- und die Secretionsapparate (Nieren- und Verdauungsapparat) nicht in Thätigkeit sind, genügt die durch Contraction der äusseren Herzwand geleistete Arbeit, um den Körpertheilen das nährnde Blut zuzuführen. Es steht sowohl die, die Pulmonalis als die die Aorta passirende Blutmasse unter gleichem Druck. Treten nun die oben genannten Apparate hinzu, so erweitert sich das zu durchfliessende Stromgebiet, indem durch die Nieren, den Verdauungsapparat und die Lungen eine grosse Blutmenge passiren soll; die Widerstände nehmen zu. Diese erhöhten Widerstände zu besiegen, dazu dienen zwei Hilfs-circulationsapparate, der respiratorische und der secretorische. Ersterer lenkt durch seine saugende Thätigkeit das aus der Pulmonalis *via ductus Botalli* in die Aorta fliessende Blut nach den Lungen hin ab, in der Weise, dass trotz gesteigerter Blutbeförderung der Druck in der Pulmonalis vermindert wird. Ein Theil des in der Aorta strömenden Blutes muss durch Secretionsapparate hindurch getrieben werden, findet also grössere Widerstände als bisher. Dazu hat sich die Arbeit des nutritiven Circulationsapparates am Aortensystem durch den Schluss des *ductus Botalli* um die Hälfte vermindert. Diesen Ausfall zu decken und die erhöhten Widerstände zu überwinden, muss eine grössere Blutmenge unter erhöhtem Druck in die Aorta eingeführt werden. Dazu dient als Hilfsmaschine der secretorische Circulationsapparat. Derselbe besteht aus Kammer und Vorhof und hat sich innerhalb der gleichnamigen Theile des nutritiven Circulationsapparates gebildet. So lange nur dieser in Thätigkeit ist, bilden beide Vorhöfe in Folge der Existenz des *foramen ovale* ein gemeinschaftliches Bassin, dessen Inhalt in die Kammer des nutritiven Circulationsapparats gepresst wird. Diese Kammer besteht aus zwei Räumen, indem auf der linken Seite derselben ein Theil des Raumes durch die neugebildete Herzkammer abgesperrt wird. Diese sowohl wie der noch freie Raum der Kammer werden mit Blut gefüllt, und dasselbe durch Contraction der äusseren umschliessenden Wand in die Pulmonalis und Aorta

die die Ausgänge der beiden getrennten Räume bilden, hineingeführt.

Träte nun zu dieser Thätigkeit der Respirationsapparat allein, so würde die rechte Herzhälfte stärker entleert werden, da die treibenden Kräfte an der Pulmonalis bedeutender wären, als an der Aorta; und letztere würde in der Zeiteinheit eine zu geringe Blutmenge von Seiten des linken Ventrikels erhalten.

Dies zu verhindern und zugleich die Arbeit nach dem Aortensystem überhaupt zu steigern, erhält das bis dahin unthätige und nur dem Druck von aussen nachgebende Hohlorgan, der secretorische Circulationsapparat, eine eigene Thätigkeit. Einmal wird der durch Contraction der äusseren Wand ausgeübte Druck auf die in dem secretorischen Circulationsapparat befindliche Blutmasse übertragen; dann dieser Druck noch erhöht durch selbstständige Contraction der eigenen Wandungen. Da ferner das bis dahin durch die communicirenden Vorhöfe aus der oberen und unteren Hohlvene bezogene Blut für die gesteigerte Circulation nicht ausreicht, überhaupt für die Zwecke des die Aorta durchströmenden Blutes unter den neuen Verhältnissen nicht geeignet ist, da es zu seiner vollständigen functionellen Restitution (vergl. 1. Heft) zunächst den Umweg durch die Lungen machen muss, so verwächst die bis dahin bestandene Communication beider Vorhöfe, das *foramen ovale*, und sowohl die secretorische Circulationskammer, sowie der die Pulmonalis füllende Theil der nutritiven Kammer haben jede ihren eigenen Vorhof. Der abgetrennte Theil erhält sein Blut aus den Pulmonalvenen.

Das, was wir rechten Vorhof nennen, ist der rechte Vorhof des nutritiven Circulationsapparats; das, was wir linken Vorhof nennen, sind eigentlich zwei Vorhöfe, von denen der eine, der Vorhof des secretorischen Circulationsapparats in dem zweiten, dem linken Vorhof des nutritiven Circulationsapparats gelegen, mit der Wandung des letzteren verflochten ist.

Es ist ungenau, wenn Lehrbücher der Physiologie sagen: „Beide“ (Herzpumpen; man kennt den Unterschied zwischen dem nutritiven, mit zwei Vorkammern versehenen, und dem secretorischen, nur eine Vorkammer besitzenden Circulationsapparat noch nicht und versteht unter „Beide“ das rechte und das linke Herz, oder das Lungen- und Körperherz) „sind zu einem Organ verwachsen und arbeiten völlig synchronisch; eine beiden gemeinschaftliche Muskelschicht bringt gleichzeitig in beiden die Raumverkleinerung hervor.“ Aus der gemeinsamen Musculatur die gleichzeitige Contraction beider Herzhälften zu deduciren, ist unstatthaft, wofür ich pathologische Thatfachen aufführen kann. Als ich im Winter 1863 — 64 Unterarzt auf der Berliner Universitätsclinik des Herrn Geheimraths Frerichs war, befand sich

auf der Fraucnabtheilung eine *Gravida* mit *Nephritis* und mässiger Hypertrophie des linken Ventrikels. Eines Morgens war die Pulsfrequenz 32, während die Auscultation wohl die doppelte Zahl von Herzcontractionen ergab. Die Radialis war sehr gespannt, die mittlere Weite etwas überschreitend; die Welle weit höher als in der Norm. Offenbar lässt sich die Erscheinung nach unserer Auffassung physiologisch nur so erklären. Die in normaler Anzahl vorhandenen Töne rühren von den Contractionen des nutritiven Circulationsapparats her und sind wesentlich auf die Tricuspidalis und die Semilunarklappen der Pulmonalarterie zu beziehen. Gegenüber dem hohen Aortendruck war die Blutmenge, welche die gemeinsame Musculatur aus dem linken Ventrikel in die Aorta einpressen konnte, so unbedeutend, dass eine Welle kaum wahrnehmbar, sich nur durch eine zitternde Bewegung manifestirte. Die 32 hohen Wellen sind dagegen auf die isolirte Contraction des secretorischen Circulationsapparats der besonderen Musculatur des linken Ventrikels zu setzen. Die geringe Frequenz erklärt sich durch die starke Erregung der zur besonderen Musculatur führenden Vagusfäden, welche, in dem erkrankten Nierengewebe ihren Anfang nehmend, heftig gereizt wurden. Die hohe Spannung in der Aorta war einmal das Product der Hypertrophie des secretorischen Circulationsapparats, und zweitens das Product der starken Reizung der aus den Nieren stammenden Erregungsnerven desselben. Einige Monate später wurde auf der Traube'schen Station ein ähnlicher Fall beobachtet.

Diese Erscheinung, dass der secretorische Circulationsapparat nicht isochronisch mit dem nutritiven arbeitet, scheint nicht nur pathologisch, sondern auch physiologisch vorzukommen; denn in neuester Zeit hatte ich Gelegenheit, bei einem völlig gesunden alten Herrn ähnliche Erscheinungen zu constatiren. Derselbe kannte die eigenthümliche Beschaffenheit seines Pulses sehr genau und gab an, dass dieselbe seit wenigstens 20 Jahren bestände. Die Nieren waren völlig gesund; am Herzen war ausser schwachen blasenden Geräuschen nichts zu constatiren. Der Puls zeigte eine doppelte Welle, von denen die erste gleichsam als Vorschlag zur folgenden weniger hoch war. Ein ganzes Jahr lang konnte ich die Erscheinung beobachten, bis der Tod durch *gangraena senilis* erfolgte. Hier konnte die isolirte Contraction des secretorischen Circulationsapparats nur an der doppelten Welle erkannt werden, während in dem ersten der genannten Fälle die isolirte Contraction beider Pumpen dadurch dargethan war, dass die auf den secretorischen Circulationsapparat zurückzuführende hohe Welle viel seltener eintrat, in Folge der heftigen Reizung der aus dem Nierengewebe stammenden Erregungsnerven.

§. 22.

Was nun die physiologischen Reize des Herzens betrifft, so haben die Humoralphysiologen unter unseren Zeitgenossen darüber folgende Ansicht. Ich entnehme sie dem Lehrbuch der Physiologie von Funke, 2. Band, 666:

„Die Schlüsse, welche Traube aus diesen schönen Beobachtungen zieht, sind folgende:

„Die im Blute gelöste Kohlensäure ist der natürliche Erreger der Nervencentra der rythmischen Athembewegungen und Herzbewegungen; d. h. was das Herz betrifft, sowohl des in der *medulla oblongata* gelegenen Centrums, von welchem aus das regulatorische Herznervensystem, die Hemmungsfasern des *vagus* erregt werden, als des im Herzen selbst gelegenen Centrums, des motorischen Herznervensystems. Der Sauerstoff des Blutes dagegen ist nothwendig zur Unterhaltung der Erregbarkeit der genannten Centra und der Leistungsfähigkeit des Herzmuskels; mit der Zunahme der Sauerstoffzufuhr zur *medulla oblongata* wächst die Erregbarkeit des Vaguscentrums; mit der Sauerstoffzufuhr zum Herzen wächst die Erregbarkeit seines motorischen Centrums und seiner Muskelsubstanz. Die Wirkung sowohl der Kohlensäure als Erreger, als des Sauerstoffs als Erregbarkeitssteigerer auf die beiden antagonistischen Herznervencentra müssen nothwendig entgegengesetzte Folgen auf die Herzthätigkeit haben. Gesteigerte Erregbarkeit und Erregung des regulatorischen Centrums muss Abnahme der Pulsfrequenz und des arteriellen Blutdruckes, gesteigerte Erregbarkeit und Erregung des motorischen Centrums, Zunahme der Pulsfrequenz und des Blutdruckes hervorbringen. Erhöhung und Beschränkung des Lungengaswechsels führen demnach stets in zweifachem Sinne sich entgegenwirkende Momente für die Herzthätigkeit herbei; erstens insofern, als die Aenderungen des Gehalts des Blutes an beiden Gasen, welche dabei eintreten, entgegengesetzt sind, Beschränkungen der Athmung z. B. den Gehalt an erregender Kohlensäure vermehrt, an Sauerstoff herabsetzt; zweitens insofern als die gleichzeitigen Wirkungen der einen oder der anderen Aenderung auf die beiden Centra entgegengesetzt sind. Haben wir das Herz durch Section der *vagi* dem Einfluss des regulatorischen Centrums entrückt (und haben wir ausserdem durch Pfeilgift die Aeusserung der Wirkungen auf die Respirationscentra, von denen später die Rede sein wird, eliminirt), so können wir diejenigen Folgen des geänderten Gaswechsels, welche von der Einwirkung auf das motorische Centrum und den Herzmuskel herrühren, frei zur Erscheinung bringen. Das enorme Steigen des Blutdruckes und der Pulsfrequenz bei Suspension der Athmung documentirt die steigende

Erregung des motorischen Nervencentrums durch die anwachsende Kohlensäure, während sich später erst die Erschöpfung von Nerv und Muskel durch die gesteigerte Thätigkeit und die Abnahme der Erregbarkeit durch den stetig sinkenden Sauerstoffgehalt in dem Sinken des Drucks und dem allmählichen Erlöschen der Herzthätigkeit kund giebt.

Sind die *vagi* intact, so erklären sich die beobachteten Folgen der Athemhemmung, wenn man annimmt, dass das motorische Centrum durch geringere Kohlensäuremengen wirksam erregt wird, als das regulatorische Centrum, und dass die Wirkung des letzteren mit der Ermüdung des Herzmuskels zunimmt. Das anfängliche Steigen des Druckes und die Verstärkung der Systole resultirt aus der überwiegenden Wirkung der Kohlensäureanhäufung auf das motorische System über die Wirkung auf das regulatorische, welche sich in der Abnahme der Pulsfrequenz äussert; später macht sich die wachsende Erregung des regulatorischen Centrums und die Ermüdung des motorischen Centrums so wie des Herzmuskels geltend. Ebenso lassen sich die beschriebenen Folgen der rythmischen Einblasung kohlensäurereicher Gasmenge, ebenso die Folgen des gesteigerten Lungengaswechsels durch Vermehrung der Zahl der Athemzüge im Sinne der Traube'schen Theorie erklären. Eine ihrer wichtigsten Stützen ist der diastolische Herzstillstand, welcher bei durchschnittenen *vagis* durch übermässige Steigerung der Athemfrequenz zu erzielen ist."

Aus den folgenden Seiten führe ich noch zwei Sätze Funke's an.

1) „Traube fügt seiner Theorie die Hypothese zu, dass die Kohlensäure nicht direct auf die erregend genannten nervösen Centralapparate, sondern auf die peripherischen Endigungen centripetalleitender Nervenfasern wirke, also die Erregung der von den Centren ausgehenden centrifugalleitenden Fasern reflectorisch zu Stande kommen“, (Seite 668); und 2) „demnach würde in den Eingeweiden der Ort sein, von welchen aus die Kohlensäure des Blutes nach Traube ihre unmittelbare reizende Wirkung auf das Vaguscentrum ausübt.“ (Seite 672.)

Gegen diese physiologischen Anschauungen habe ich Folgendes einzuwenden:

Wenn gesagt wird: „Eine ihrer wichtigsten Stützen ist der diastolische Herzstillstand, welcher bei durchschnittenen *vagis* durch übermässige Steigerung der Athemfrequenz zu erzielen ist“, so kann ich die Beweiskraft dieser Thatsache für Traube's Theorie durchaus nicht gelten lassen. Eine Ueberladung des Blutes mit freiem Sauerstoff nach Maassgabe des Henry-Dalton'schen Gesetzes beseitigt, wie man weiss, die physiologische Ursache der Erregung der sensibeln Muskelnerven, den Austausch

zwischen Blutzelle und Muskelzelle. Wie wir nun bei künstlicher Respiration gesehen haben, bleiben die Exspiratoren, die accessoirischen Inspiratoren, das Diaphragma stehen, in dem Maasse, als die Ueberladung des Blutes mit freiem Sauerstoff zunimmt. Zuweilen gelingt es, die Ueberladung mit freiem Sauerstoff so hoch zu steigern, dass auch die Erregung der sensibeln Muskelnerven der Herzpumpen so herabgesetzt wird, dass keine Zuckung mehr eintritt. Es erklärt sich der Stillstand des Herzens also auch ohne die Annahme, dass Sauerstoff der Erregbarkeitssteigerer der Herznerven sei.

Spricht man ferner von einem besonderen motorischen Herznervensystem, so ist anzuführen, dass überhaupt jeder Muskel ein besonderes motorisches Nervensystem hat, bestehend aus Ganglien, motorischen und sensibeln Muskelnerven.

Wenn man nun den Umstand, dass die Muskeln der drei Circulationsapparate in abwechselndem Rythmus arbeiten, aber als Grund benutzen will, um ihnen ein besonderes motorisches Nervensystem zuzutheilen, welches sich von dem motorischen Nervensystem eines Körpermuskels vielleicht nur durch die Existenz von intercentralen Fäden unterscheidet, so ist nicht abzusehen, warum dem mächtigsten Circulationsapparat, der Athmung, nicht auch ein besonderes System zugeschrieben wird.

Wenn man nun die Erregungsnerven dieses motorischen Herznervensystems im Sympathicus gesucht hat, weil man bei Reizung des Halssympathicus eine Steigerung der Herzaetion beobachtete, so hat man aus einem richtigen Experiment einen irrigen Schluss gezogen. Wir sehen, dass nach Vagusdurchschneidung eine allgemeine Kreislaufverlangsamung eintritt. Der cellulare Austausch zwischen Muskelzelle und Blutzelle wird in der Weise geändert, dass eine geringere Anzahl Blutzellen eine grössere Veränderung von Seiten der Muskelzellen erleidet. Diese Veränderung des cellularen Austausches hat aber, wie die mächtigen Contractionen aller Athemmuskeln bewiesen, eine weit stärkere Reizung der sensibeln Muskelnerven zur Folge. Dieselbe Veränderung muss bei jeder Verlangsamung des Blutstroms eintreten, und so erzeugt eine Reizung des Sympathicus, welche die Coronararterien verengt, also die Circulation in der Substanz der Herzmuskeln verlangsamt, eine stärkere Erregung der sensibeln Muskelnerven des Herzens. Das Experiment beweist nur, dass eine pathologische Reizung einen pathologischen Zustand hervorgerufen hat. Physiologische Erregungsnerven des Herzens aus dem Sympathicus giebt es nicht. Denn man kann keinen andauernden cellularen Vorgang mit den bekannten vier Eigenschaften angeben, der die aus dem Halssympathicus kommenden Nerven andauernd erregt, um die Thätigkeit der Herzen andauernd zu erhalten. Zweitens besitzt

der Halssympathicus nicht jene erörterte eigenthümliche Eigenschaft, vermöge deren die Vorhöfe sich vor den Ventrikeln contrahiren. Diese Eigenschaften wohnen nur den Herzvagi inne.

Ebenfalls irrig ist die Behauptung: „Mit der Zunahme der Sauerstoffzufuhr zur *medulla oblongata* wächst die Erregbarkeit des Vaguscentrums.“ Die künstliche Ueberladung des Blutes mit freiem Sauerstoff vermindert die cellularen Vorgänge zwischen Muskelzellen und Blutzellen. Es findet daher keine ausreichende Erregung der sensibeln Muskelnerven des Herzens mehr statt, um reflectorisch eine Zuckung zu erzeugen. Auch die stärkste Einwirkung der Erregungsnerven ist in solchem Falle machtlos. Das Experiment Rosenthal's am Respirationsapparat, welches ich zur Parallele nochmals hierher setzen will, beweist das am schlagendsten. (Vergl. 2. Heft Seite 19.) War jener Zustand (durch künstlich eingeleitete Respiration) erreicht, in welchem das Zwerchfell unbewegt verharret, so blieb es auch unbewegt, wenn der *vagus* gereizt wurde, mochte die Reizung so stark oder schwach sein wie sie wollte. Das heisst: War durch Unterdrückung normaler cellularer Vorgänge die Reizung des Mittelliedes (sensible Muskelnerven), wodurch die Erregungsnerven (Lungenvagus) wirken, beseitigt, so ist die stärkste Reizung der Erregungsnerven (*vagus*) ohne Erfolg.

Derselbe Fall tritt beim Herzen ein. Ist jener Zustand (durch künstlich eingeleitete Respiration) erreicht, in welchem die Herzen unbewegt verharren, so bleiben sie auch ausser Thätigkeit, möge die Reizung der Herzvagi, also der Erregungsnerven, so stark, oder so schwach sein, als sie wolle.

Da nun die Erregungsnerven der Herzen zugleich eine widerstandvermehrnde Eigenschaft haben, welche bei grosser Stärke einen Stillstand des Herzens in der *diastole* hervorruft, dieser Zustand aber auch bei künstlicher Ueberladung mit Sauerstoff eintritt, so lag der irrthümliche Schluss nahe, der Sauerstoff sei der Erregbarkeitssteigerer des Vaguseentrums. Die Ueberladung des Blutes mit freiem Sauerstoff erzeugt pathologisch die Unterdrückung eines physiologischen Reizes der sensibeln Muskelnerven; daraus darf man aber keine physiologische Erregbarkeitssteigerung eines Centrums machen, am allerwenigsten eines solchen, welches gar nicht existirt. Oder hat schon Jemand in der Nähe der Stelle, wo der *vagus* austritt, Ganglien gesehen, aus denen die zum Herzen laufenden Fäden entspringen? Die zum Herzen verlaufenden Vagusfäden zerfallen in zwei Abtheilungen, von denen die einen, welche zum secretorischen Circulationsapparat gehen, ihre Anfänge in dem Verdauungsapparat und den Nieren als sensible Drüsenerven haben. Die anderen, welche zum nutritiven Circulationsapparat gehen, haben ihre An-

fänge als sensible Muskelnerven im Muskelgewebe. Die Ueberladung des Blutes mit freiem Sauerstoff vermindert die physiologische Erregung der Endigungen der sensibeln Muskelnerven der ganzen Körpermusculatur. Da diese aber die Anfänge der zum nutritiven Circulationsapparat gehenden Vagusfäden bilden, so wird durch Ueberladung des Blutes mit freiem Sauerstoff die Erregung des *vagus* vermindert, aber nicht vermehrt. Anstatt die Erregbarkeit des Vaguscentrums physiologisch zu steigern, setzt die Sauerstoffüberladung pathologisch die physiologischen Reize des *vagus* herab. Die Fäden beider Erregungsnerven kommen in der *medulla oblongata* auf die grosse Heerstrasse des *vagus*, auf der sie die *medulla* verlassen. Nun weise erst Einer nach, dass diese Erregungsnerven in der *medulla oblongata* eine Haltestation machen, in Ganglien einmünden, aus denen die Herzvagi entspringen. Es giebt kein „Centrum“ in der *medulla*, von wo aus die Herzaction regulirt wird.

Damit fällt auch der Satz: „Die Wirkungen sowohl der Kohlensäure als Erreger, als des Sauerstoffs als Erregbarkeitssteigerer auf die beiden antagonistischen Herznervencentra müssen nothwendig entgegengesetzte Folgen auf die Herzthätigkeit haben.“

Wenn der Organismus bei der Athmung nur eines veranlassenden physiologischen Vorgangs bedarf, der functionellen Restitution der Blutzellen in den Lungen, wenn er in den Lungenfäden des *vagus* die beiden nothwendigen Eigenschaften, die erregende und regulirende (widerstandvermindernde) vereinigt, so kann ich nicht einsehen, warum z. B. die nutritive Herzpumpe zwei antagonistisch wirkende cellulare Vorgänge nothwendig haben, und warum nicht in dem Herzvagus die beiden nothwendigen Eigenschaften, die erregende und regulirende (widerstandvermehrnde) vereinigt sein können.

Ein weiterer Irrthum liegt darin: „Stärkere Reizung der *vagi* bewirkt eine Abnahme der Pulsfrequenz und des arteriellen Blutdrucks.“ Stärkere Reizung der *vagi* bewirkt eine Abnahme der Pulsfrequenz, aber eine Zunahme des arteriellen Blutdrucks.

Funke sagt ferner: „Haben wir das Herz durch Section der *vagi* dem Einfluss des regulatorischen Centrums entrückt (und haben wir ausserdem durch Pfeilgift die Aeusserung der Wirkungen auf die Respirationscentra, von denen später die Rede sein wird, eliminirt), so können wir diejenigen Folgen des geänderten Gaswechsels, welche von der Einwirkung auf das motorische Centrum und dem Herzensmuskel herrühren, frei zur Erscheinung bringen.“

Das enorme Steigen des Blutdrucks und der Pulsfrequenz bei Suspension der Athmung documentirt die steigende Erregung des

motorischen Nervencentrums durch die anwachsende Kohlensäure während sich später erst Erschöpfung von Nerv und Muskel durch die gesteigerte Thätigkeit und die Abnahme der Erregbarkeit durch den stetig sinkenden Sauerstoffgehalt in dem Sinken des Druckes und dem allmählichen Erlöschen der Herzthätigkeit kund giebt."

Wir erklären die Erscheinungen: Haben wir durch Section der *vagi* die veranlassenden Ursachen der Herzbewegung beseitigt, so können wir die pathologische Einwirkung, welche durch die Kohlensäure in dem consecutiven Reiz, dem Muskelstoffwechsel des Herzens, hervorgebracht wird, frei zur Erscheinung bringen. Steigerung der Pulsfrequenz ist eine Folge der Alteration des Muskelstoffwechsels in der Substanz der Herzmuskeln, wodurch eine Steigerung der Reizung der sensibeln Herzmuskelnerven veranlasst wird. Die Kohlensäure wirkt störend auf normale cellulare Vorgänge ein; sie wird dadurch, so gut wie für die Athemmuskeln und die übrige Körpermusculatur ein pathologischer Reiz für die sensibeln Muskelnerven des Herzens.

Auch folgenden Satz kann ich nicht halten: „Sind die *vagi* intact, so erklären sich die beobachteten Folgen der Athemhemmung, wenn man annimmt, dass das motorische Centrum durch geringere Kohlensäuremengen wirksam erregt wird, als das regulatorische Centrum, und dass die Wirkung des letzteren mit der Ermüdung des Herzmuskels zunimmt.

J. Rosenthal sagt auf Seite 43 seines berühmten Werkes: „Wir wissen von dem Mechanismus der nervösen Centralorgane so wenig, dass wir denselben eben alles zuschreiben können, was uns beliebt, und wir sind dadurch leider gewöhnt worden, diese überall zu Hülfe zu nehmen, wo uns eine anderweitige Erklärung mangelt, und dann je nach Bedürfniss dem Centralapparate diese oder jene Eigenschaft zuzuschreiben. Unter diesen Umständen aber wird man es sich jedenfalls zum obersten Grundsatz machen müssen, zu solchen Erklärungen mit Hülfe des Centralapparats nur dann zu greifen, wenn jeder andere Erklärungsversuch scheitert.“

Da die Kohlensäure ein pathologischer Reiz für cellulare Vorgänge im Muskelgewebe ist, so ist natürlich ihre störende Wirkung da am frühesten zu erkennen, wo der lebhafteste Verkehr zwischen Muskelzellen und Blutzellen stattfindet. Da nun anerkanntermaassen die Herzpumpen die grösste Muskelarbeit leisten, das heisst das Herz das sauerstoffbedürftigste Organ ist, so zeigt sich die pathologische Störung cellularer Vorgänge auch am frühesten in ihren Folgen an den sensibeln Muskelnerven der Herzpumpen.

Ich übergehe die übrigen noch folgenden Deductionen Funke's und berühre nur noch eine Ansicht über die reflectorische Re-

zung des Vaguscentrums. „Demnach würde in den Eingeweiden der Ort zu suchen sein, von welchem aus die Kohlensäure des Blutes nach Traube ihre mittelbare reizende Wirkung auf das Vaguseentrum ausübt.“ Das Wort „demnach“ bezieht sich auf die kurz vorher erörterten Versuche von Goltz und Bernstein. Das unter dem Namen des „Klopfversuches“ bekannte Experiment hat für die Physiologie der Herzpumpen eine ähnliche Bedeutung, wie das Experiment von Marshall Hall (Reizung des *vagus*) für den Respirationsapparat. Die Reizung des *vagus* erzeugt dort eine tetanische Contraction der Inspiratoren; Reizung der sensibeln Nerven aus dem Verdauungsapparat, aus dem eine Anzahl Fäden zu den Herzvagi gehen, erzeugt hier einen Stillstand in *diastole*; Gegensätze, die durch die widerstandvermindernde Eigenschaft der Lungenvagi und die widerstandvermehrnde Eigenschaft der Herzvagi bedingt sind. Die physiologische Erregung dieser Fäden ist die Folge cellularer Vorgänge bei der Secretion der Drüsen des Verdauungsapparats und nicht eine Wirkung der Kohlensäure des Blutes in den Eingeweiden.

Ich möchte zum Schlusse an die Anhänger der Theorie vom Sauerstoff und der Kohlensäure die Frage richten:

1) Wie will man den Umstand, dass der nutritive Circulationsapparat im Foetus thätig ist, der in ihm liegende gleich organisirte secretorische Circulationsapparat dagegen in Ruhe verharret, mit dem Sauerstoff als Erregbarkeitssteigerer und der Kohlensäure als Erreger vereinigen?

2) Da bei noch nicht bestehender Perspiration der Haut der foetale Muskeltonus, der foetale Stoffwechsel, hinter dem des geborenen Kindes zurücksteht, da der nutritive Circulationsapparat demzufolge auch weniger arbeitet, was schon die hohe Zahl der foetalen Herztöne beweist; da der Kohlensäuregehalt, also nach Traube der Erreger des Herzens, im Foetus nach §. 2 des 2^{ten} Heftes vermehrt ist, der Sauerstoffgehalt, der Erregbarkeitssteigerer, vermindert; will man da behaupten, dass der Gang der Maschine ein anderer sei? Oder gilt vom nutritiven Circulationsapparat nicht ebensogut der Satz Rosenthals vom Respirationsapparat:

„Denn es erscheint undenkbar, dass die Beschaffenheit des Apparates im Foetus eine so wesentlich andere sei, als im eben geborenen Kinde, und dass eine so wesentliche Veränderung der Grundeigenschaften des Apparates während der Geburt vor sich gehen könnte.“ Ist der Sauerstoff der Erregbarkeitssteigerer, die Kohlensäure der Erreger, so setzt die nach der Geburt eintretende Zunahme des arteriellen Blutes an Sauerstoff, die Abnahme an Kohlensäure eine wesentliche Veränderung der Grundeigenschaften der foetalen Circulationsmaschine voraus. Man sieht aus

allem diesem, dass die Anhänger des reinen Experimentes häufig der Gefahr ausgesetzt sind, irrig Schlüsse aus guten Experimenten zu ziehen; eine Gefahr, die deshalb so nahe liegt, weil sich nur schwer die normalen Bedingungen erfüllen lassen, unter denen die thierischen Organe functioniren. Das Experiment ruft meist pathologische Zustände hervor (Gehalt des Blutes an freiem Sauerstoff bei künstlicher Respiration; Verlangsamung des Blutstroms und Kohlensäureanhäufung bei Sistirung der Athembewegungen) und erschwert so das Erkennen wirklich physiologischer Reize. Die Richtigkeit und die technische Vollkommenheit in der Ausführung des Experimentes kann man nicht bezweifeln; aber auch nicht die Experimente sind es, gegen die ich ankämpfe, sondern nur die aus denselben gezogenen Schlüsse. Die philosophische Speculation, die vergleichende Physiologie und Anatomie, der foetale Kreislauf, die klinische Beobachtung haben ein gleiches Recht, berücksichtigt zu werden, wie das Experiment; ja dieses kann erst unter Zuziehung jener richtig gedeutet und erklärt werden. Auch ich stehe ja auf dem Boden des Experimentes, weise ihm aus den oben angeführten Gründen aber keine ausschliessliche Berechtigung zu; für mich ist dasselbe nur die Controlle der Speculation. Die physiologischen und pathologischen Experimente, die uns die Natur vormacht, sind viel sicherer, viel schöner, viel durchsichtiger, als die künstlichen, und man kommt damit, ohne den Werth des künstlichen Experimentes zu verkennen, viel weiter. *)

§. 23.

Abgesehen von den sogenannten seelischen Actionen, die sich vorläufig der physiologischen Erklärung entziehen, hat die Lehre der Neuristen von der Automatie keinen so festen Halt, wie an den beiden Herzpumpen, und eine ihrer festesten Stützen ist

*) Traube giebt im Jahre 1846 in den „Beiträgen zur experimentellen Pathologie und Physiologie (2. Heft)“ an Valentin den Rath, „dass man sich zu hüten habe, nicht allein aus comparativ-anatomischen, sondern auch aus rein anatomischen Thatsachen physiologische Folgerungen zu machen. Jene Thatsachen dürfen höchstens als eben so viele Punkte, nach denen hin man zu experimentiren hat, betrachtet werden.“ Jetzt, nach 23 Jahren, wird sich der Herausgeber der „Beiträge zur experimentellen Pathologie und Physiologie“ wohl überzeugen, dass er einen einseitigen Weg eingeschlagen hat, und dass die von ihm zurückgesetzte comparative Anatomie und Anatomie es ist, welche die von seiner reinen Experimentalphysiologie gewonnenen Resultate in allen Hauptfragen der Respirations- und Circulationsapparate erschüttert. Jene Thatsachen (der Experimentalphysiologie) dürfen höchstens als eben so viele Punkte, nach denen man die philosophische Speculation controlliren kann, betrachtet werden.

die, dass man ein Pulsiren des entstehenden Herzens beobachten kann, ohne dass Nervenverbindungen mit den übrigen Körpertheilen nachzuweisen sind. Da der nutritive Circulationsapparat die gesammten Organe mit Ernährungsblut versorgt, so hat er nicht nur die Körpermusculatur, nicht nur den in ihm entstehenden secretorischen Circulationsapparat (durch die Kranzarterien), sondern auch sich selbst mit Blut zu versorgen. Die Intensität des Muskelstoffwechsels der gesammten Musculatur bildet durch Erregung der sensibeln Muskelnerven den veranlassenden physiologischen Reiz für die Action des nutritiven Circulationsapparats, während der secundär erzeugte Muskelstoffwechsel des Herzens den consecutiven Reiz für die Herzganglien abgibt. Wir beobachten also, da der nutritive Circulationsapparat auch seine eigene Musculatur mit Blut versorgt, die eigenthümliche Thatsache, dass die sensibeln Muskelnerven desselben nicht nur den consecutiven Reiz für alle Körpermuskeln zu den Ganglien des Herzens führen, sondern auch den Theil des veranlassenden Reizes, der auf die Muskelmasse des nutritiven Circulationsapparats selbst fällt. Da nun dieser Apparat sich am frühesten entwickelt, da er das erste und einzige während der foetalen Entwicklung arbeitende Organ bildet, so sind die cellularen Vorgänge in seinem Muskelgewebe auch am frühesten ausgebildet und in grösster Stärke vorhanden. Es ist daher klar, dass die Reizung seiner sensibeln Muskelnerven, durch den Muskelstoffwechsel erzeugt, bereits eine Intensität erreichen kann, die reflectorisch den Circulationsapparat zu Zuckungen zwingt und den Kreislauf einleitet, ehe die übrige Körpermusculatur entstanden und die Nervenbahnen, welche den veranlassenden Reiz des Muskelstoffwechsels mit seinen Ganglien verbinden, entwickelt sind. Die angeführte Thatsache beweist also durchaus nicht, dass in den Ganglien des Herzens aus uns unbekannten Gründen die Erregung der Herzmuskeln entsteht. Da der entstehende Muskelstoffwechsel die Ursache der Action des nutritiven Circulationsapparats ist (vergleiche §. 26), da dieser am frühesten in der Musculatur des nutritiven Circulationsapparats selbst entsteht, so ist die erste veranlassende Ursache der foetalen Herzaction die Reizung durch cellulare Vorgänge in den Muskelzellen des Herzens selbst. Gerade beim Herzen muss die Existenz einer Reizung besonders hervorgehoben werden. Denn da die nutritive Herzpumpe noch während ihrer Ausbildung anfängt zu arbeiten, so lag die Annahme der Automatie sehr nahe. Schliesslich verweise ich nochmals darauf, dass bei einem zweiten Herzen, das in das erste eingefügt ist, denselben Bau, dieselbe Construction besitzt, das sogar später normal isochronisch mitarbeitet, keine Automatie der Ganglien vorhanden sein kann, da es erst später in Folge neuer Reize in Thätigkeit tritt. Da der secreto-

rische Circulationsapparat ebenso wie die Athmung im Foetus still steht, so beweist dies, dass er mit der Ernährung des Körpers nichts zu thun hat; die nutritive Herzpumpe ernährt den ganzen Körper; nicht allein das Bindesubstanzgerüst und die Muskelmasse, sondern auch die später thätigen Organe, den Respirationsapparat, den Verdauungsapparat, den Secretionsapparat sammt der zugehörigen Herzpumpe. Ebenso wie nun nach der Geburt ein neuer Circulationsapparat in Bewegung gesetzt wird, um die gasförmigen Substanzen ein- und auszuführen, ebenso wird ein zweiter Circulationsapparat in Thätigkeit gesetzt, um die nicht gasförmigen Substanzen ein- und auszuführen. Der secretorische Circulationsapparat arbeitet im Wesentlichen für den Verdauungsapparat und die Nieren. Man braucht nur an das von enorm gesteigertem Aortendruck begleitete Verdauungsfieber einerseits und zweitens an die mit abnorm gesteigertem Aortendruck und Hypertrophie der linken Herzpumpe verbundene Nierenschrumpfung zu denken, um sich zu überzeugen, dass der Schluss nicht kühn, sondern selbstverständlich ist. Wenn nun die in Rede stehende Herzpumpe ihre Erregungsnerven aus Nieren- und Verdauungsapparat bezieht, wenn sie wesentlich zu dem Zwecke vorhanden ist, um den drüsigen Gebilden des Verdauungsapparates und der Nieren eine Blutmenge zuzuführen, an der diese drüsigen Gebilde eine Function auszuüben haben, so wird man die Bezeichnung „secretorischer Circulationsapparat“, wodurch ich diejenige der gemeinsamen Musculatur beider Ventrikel, dem einfachen Herzen der Fische und Batrachierlarven, dem einfachen Herzen der nackten Amphibien, dem nutritiven Circulationsapparat im Allgemeinen, gegenüber gestellt habe, motivirt finden.

Der vermehrte Widerstand, den das die Aorta nach der Geburt passirende Blut findet, wird grossentheils dadurch hervorgerufen, dass bedeutende Blutmengen zwei bis dahin nur schwach durchflossene Gebiete durchströmen müssen. Je grösser die Menge der mit Blut zu versorgenden Gewebe ist, desto grösser ist der zu überwindende Widerstand, also auch die Arbeitsleistung des Herzens. Geht nun z. B. bei Nierenschrumpfung ein Theil derselben unter, so vermindert sich der Widerstand; *) wenn trotz dem der secretorische Circulationsapparat hypertrophirt, so hat das seinen Grund darin, dass nun eine ungleich grössere Menge Blutzellen mit den noch übrig bleibenden Epithelien in Berührung gebracht werden müssen, um dem Bedürfniss des Körpers in Bezug auf die Abfuhr seiner Endproducte Genüge zu leisten.

An den beiden Herzpumpen bemerken wir die eigenthüm-

*) Wie man aus dem Untergang von Capillaren auf eine Vermehrung der Widerstände schliessen kann, ist mir unverständlich.

liche Erscheinung, dass sie nicht allein und in specie für die Stromgebiete arbeiten, aus denen sie ihre Erregungsnerven erhalten. Der nutritive Circulationsapparat erhält seine Erregungsnerven aus einem Theil des Stromgebietes der Aorta (Muskelarterien), arbeitet aber trotzdem mit am Stromgebiet der Pulmonalarterie; der secretorische Circulationsapparat erhält seine Erregungsnerven allein aus dem Verdauungsapparat und den Nieren, übernimmt aber trotzdem einen Theil der Arbeit, die das Ernährungsblut dem Muskelgewebe zuführt. Im Gegensatz hierzu sehen wir die Erregungsnerven des dritten Circulationsapparats, der Athmung, aus dem ganzen Stromgebiet der Pulmonalarterie, an dem also zwei Pumpen gemeinsam arbeiten, zu den Centren einer einzigen Pumpe gelangen.

Während nun am Respirationsapparat die Einfuhr und Ausfuhr einmal an demselben Orte und zweitens unmittelbar durch die cellulare Thätigkeit der Blutkörperchen geschieht, findet im Bereich des secretorischen Circulationsapparats die Einfuhr und die Ausfuhr an verschiedenen Orten statt, und zwar nicht direct durch cellulare Thätigkeit der Blutkörperchen, sondern erst durch Vermittelung drüsiger Apparate.

Am Respirationsapparat zeigten wir, dass nicht der Gehalt des Blutes an Sauerstoff oder der Gehalt an Kohlensäure die Ursache der Athembewegungen sei, sondern die durch die cellulare Thätigkeit bestimmte Aufnahme von Sauerstoff und Abgabe von Kohlensäure. Die Ursache einer constanten Reizung suchten wir in einem constanten Vorgang nicht in dieser oder jener Beschaffenheit der Säfte. Es würde sich fragen, ob ähnliche Beziehungen beim secretorischen Circulationsapparat vorliegen, und zu dem Zweck wenden wir uns einen Augenblick zu der Drüsenthätigkeit und besonders zu den Nieren.

§. 24.

Die Secretionsapparate des Organismus, die Drüsenzellen, befinden sich in einem wechselnden Zustande. Während die Speicheldrüsen, die Drüsen des Magens und andere nur periodisch secerniren, befinden sich die Drüsenzellen der Nieren in einer andauernden Thätigkeit. Aber auch diese ist gewissen Schwankungen unterworfen, und wir sehen daher zu den verschiedensten Zeiten die Menge der Ausscheidungsproducte, des Harnstoffs und der Harnsäure verschieden gross.

Die Absonderung des Speichels steht nachweisbar unter dem Einfluss gewisser Nerven und hört, wie C. G. Mitscherlich und Ludwig gezeigt haben, die Secretion ohne einen solchen Einfluss völlig auf. Die Erregung der secretorischen Speichelnerven geschieht reflectorisch durch Reizung der sensibeln und Ge-

schmaeksnerven der Mundhöhle, oder auch durch Reizung von Nerven, die aus dem Digestionsapparat kommen und auf der Strasse des *vagus* aufsteigen.

Wenn wir nun sehen, dass die secretorischen Zellen der Nieren, welche die Endproducte der Albuminate zu Harnstoff verbrennen, in einer andauernden Erregung sind, wenn wir wissen, dass bei anderen drüsigen Apparaten reflectorische Ursachen die Secretion vermitteln, so liegt der Schluss nahe, dass auch die Erregung der Secretionsapparate der Nieren durch eine reflectorische Ursache hervorgerufen werde; eine Ursache, die der andauernden Secretion entsprechend andauernd wirken muss. Die Automatie müssen wir aus oft erörterten Gründen zurückweisen. Denn da eine Nierenthätigkeit vor der Geburt nicht vorhanden ist, indem die Endproducte der Albuminate, anstatt in den fötalen Nieren zu Harnstoff verbrannt zu werden, durch die Placenta ohne diese Umänderung verschwinden, so hätten wir bei der Geburt wieder das Schauspiel einer sich plötzlich in wenigen Augenblicken vollziehenden Umwandlung. Denn ohne Annahme dieser Umwandlung müsste die andauernde Erregung der Secretionsnerven der Nieren schon im Foetus erfolgen.

Andererseits könnte man annehmen, wie es beim Respirationsapparat geschehen, dass das Bedürfniss sämmtlicher Organe des Körpers, sich der Endproducte der Oxydation zu entledigen, die Ganglien der Nieren zu ihrer Innervation erregt. Wie zu den Ganglien der Athmung, so führe zu den Ganglien der Nieren eine Anzahl sensibler Nerven aus den Geweben; durch den Oxydationsprozess in den Geweben entstehe eine Reizung der daselbst befindlichen Nerven, die zu den Nierenganglien fortgeleitet, diese zur Reizung der Secretionsnerven veranlasse. Die secretorische Thätigkeit der Nieren werde so proportional dem Oxydationsprocess in den Geweben angeregt.

Dieser Anschauung widerspricht indessen die Thatsache, dass auch vor der Geburt, wenn auch in geringerem Maasse, Oxydationsprocesse in den Geweben stattfinden, ohne dass hierdurch reflectorisch eine Reizung der Nierenganglien entsteht; fände eine Reizung statt, proportional der Erzeugung von Endproducten, so müsste wenigstens eine mässige Harnstoffproduction eintreten.

Wie die Humoralphysiologen unserer Tage in der Ausfuhrsubstanz des Respirationsapparats, also in der Kohlensäure, den physiologischen Reiz der Ganglien des Athmungscentrums vermuthen, so könnte es dieser Richtung vielleicht auch einfallen, die Ausfuhrsubstanzen der Nieren, die in denselben zu Harnstoff verbrannt werdenden Endproducte der Albuminate als physiologischen Reiz der Ganglien des Nierencentrums aufzufassen. Wenn die Menge der Endproducte der Albuminate einen physiologischen Reiz der

Nierenganglien vorstellen sollte, so müssten wir bei der Unthätigkeit der Nieren im Foetus erwarten, dass das Blut, welches die Ganglien der Nieren umspült, weniger Endproducte enthält, als nach der Geburt, und aus diesem Grunde nicht erregend auf die Centren wirken kann.

Da das Blut der zu den Nierenganglien führenden Arterien sowohl, wie das der Umbilicalarterien direct aus der Aorta bezogen wird, so hat das Blut, welches die Nierenganglien ernährt, dieselbe Beschaffenheit wie das der Nabelarterien.

Das Blut der Nabelarterien geht in die Placenta, um unter Anderem Endproducte abzugeben und Nahrungsmittel aufzunehmen. Denn da im Foetus auch Endproducte producirt und Nahrungsmittel verbraucht werden, eine Abfuhr der Ersteren und ein Ersatz der Zweiten aber nur in der Placenta möglich ist, so muss ein Uebergang von Nahrungsmitteln aus dem Blute der Mutter in das des Foetus und umgekehrt von Endproducten aus dem Blut des Foetus in das der Mutter eintreten.

Die physiealische Vorbedingung dieses Placentaraustausches ist eine Ungleichheit der diffundirenden Blutmassen in Bezug auf Nahrungsmittel und Endproducte. Das Blut der Nabelarterien muss weniger Nahrungsmittel und mehr Endproducte enthalten, als das arterielle Mutterblut.

Das zu den Nierenganglien des Foetus gehende Blut ist gleich dem Blut der Nabelarterien, folglich ungleich (— Nahrungsmittel + Endproducte) dem arteriellen. Ein andauernd vermehrter Gehalt des Blutes an Endproducten reicht, anstatt einen erhöhten Reiz der Nierenganglien zu erzeugen, überhaupt nicht einmal aus, um irgend eine secretorische Thätigkeit der Nieren hervorzurufen. Es kann also im Gehalt des Blutes an Endproducten nicht der physiologische Reiz der Nierenthätigkeit gefunden werden. Während wir später bei einem hohen Gehalt des Blutes an Endproducten eine heftige Reizung und energische Thätigkeit der Epithelien wahrnehmen, beobachten wir im Foetus bei ähnlichem Gehalt an Endproducten eine völlige Unthätigkeit derselben. *)

Auf die bloss nutritive Thätigkeit der Nierenepithelien muss

*) Es muss noch auf eine Differenz zwischen den Drüsenzellen und Muskelzellen hingewiesen werden, welche die hervorragende Stellung des Muskelgewebes kennzeichnet. Muskelzellen wie Drüsenzellen sind im Foetus nur nutritiv thätig. Während aber die Erregungsnerven des nutritiven Circulationsapparats hinreichend gereizt werden, um eine Reflexzuckung zu erzeugen, ist die Reizung der sensibeln Drüsennerven nicht stark genug, um eine Zuckung auszulösen; der secretorische Circulationsapparat verharrt in Ruhe. Es kann diese Differenz nicht darin gefunden werden, dass die Muskelganglien mit den sensibeln Hautnerven in Verbindung stehen, die Drüsenganglien nicht; denn die sensibeln Hautnerven sind ja im Foetus durch die Nichtexistenz der Perspiration nicht in Erregung.

desshalb hingewiesen werden, weil sich nach Ausschluss aller anderen Wege hieraus allein die Unthätigkeit der Nierenganglien und demzufolge des secretorischen Circulationsapparats erklärt. Der Grund davon liegt darin, dass die specifische Verwandtschaft der Endproducte der Albuminate zu den unthätigen Nierenepithelien eine so geringe ist, dass eine Harnstoffproduction nicht veranlasst wird, und also keine hinreichende Reizung der Endigungen der (aus dem Nierengewebe kommenden) sensibeln Drüsennerven eintritt. Dass eine sehr grosse Anhäufung von Endproducten im Blut genügend stark auf die Epithelien und so auf die sensibeln Drüsennerven etc. einwirken können, das beweist die schon oft während der Placentarkreislaufsstörung unter der Geburt eintretende Urinsecretion. Es ist dies eine ähnliche Erseheinung, wie die, welche wir im 2. Heft bei den im Foetus nur nutritiv thätigen Athemmuskeln hervorhoben. Aus dieser Eigenschaft ergab sich die geringe Reizung der sensibeln Muskelnerven, trotzdem dass das im Foetus kreisende Blut einen starken Kohlensäuregehalt hat. Während wir bei den functionell thätigen Athemmuskeln durch kohlen-säurereiches Blut eine starke Reizung der sensibeln Muskelnerven und reflectorisch heftige Contractionen erhielten, beobachteten wir bei nur nutritiv thätigen Athemmuskeln bei ähnlicher Blutbeschaffenheit keine Reizung, die reflectorisch eine Zuckung hervorgerufen hätte. So auch bei den Drüsenzellen. Während wir nach der Geburt bei den functionell thätigen Nierenepithelien durch ein an Endproducten reiches Blut eine gesteigerte Verbrennung zu Harnstoff, eine starke Reizung der sensibeln Drüsennerven und reflectorisch (Nierenganglien, Secretionsnerven) eine sich steigernde secretorische Thätigkeit eintreten sehen, beobachten wir bei den nur nutritiv thätigen Drüsenzellen bei ähnlicher Blutbeschaffenheit keine Reizung der centripetalen Drüsennerven, die im Stande wäre, reflectorisch eine Erregung der secretorischen Nerven und des secretorischen Circulationsapparats zu veranlassen.

Es bildet nach unserer Auffassung ein Complex von Drüsenzellen mit einem oder mehreren Ganglien (analog wie beim Muskel (vergleiche 2. Heft §. 3) verbunden eine geschlossene Kette, indem das Ganglion mit den Drüsenzellen durch eine Doppelleitung in Verbindung steht, von denen die eine, als sensibler Drüsennerv, centripetal zum Ganglion führend, einen peripherischen Reiz zum Ganglion leitet, von denen die andere, als secretorischer Nerv, centrifugal vom Ganglion zu den Drüsenzellen geht.

Da die andauernde Erregung der Nierenepithelien ein activer Vorgang, eine andauernde Thätigkeit ist, so muss ein andauernder Vorgang vorhanden sein, der das zu den Drüsen gehörige Centralorgan zu seiner Thätigkeit anregt. Wir können diesen andauernden Reiz nur in der Thätigkeit der Drüsenzellen selbst finden.

Der in den Nierenepithelien stattfindende Verbrennungsprocess der Endproducte der Albuminate zu Harnstoff und die dadurch eintretende functionelle Restitution der Blutzellen und ihrer Territorien erregt die peripheren Endigungen der sensibeln Drüsennerven, und da auf reflectorischem Wege durch Reizung der Nierenganglien und der Secretionsnerven die functionelle Thätigkeit der Drüsenzellen aufrecht erhalten wird und ihrerseits die Höhe der Reizung der sensibeln Drüsennerven bestimmt, so steht die functionelle Thätigkeit zur Reizung (der sensibeln Drüsennerven und dadurch) des Ganglions in dem Verhältnisse von Wirkung zur Ursache, Ursache zur Wirkung. Es wird so eine Constanz der Wirkung erzielt und das Maass der secretorischen Thätigkeit innerhalb enger Grenzen gehalten. Auch diese Thatsache kann man (vergleiche 2. Heft Seite 15) als andauernde Selbst-erregung (tonische Automatie) bezeichnen.

Die Höhe der secretorischen Thätigkeit kann auf doppeltem Wege gesteigert werden.

Die zur grösseren Innervation des secretorischen Nerven erforderliche Thätigkeit des Ganglions kann durch gesteigerte Erregung der sensibeln Drüsennerven oder durch Ankunft eines neuen Reizes auf dem Wege einer anderen Nervenfasern bewirkt werden. Die Ankunft eines neuen Reizes auf einer anderen Bahn, wie z. B. Reizung der Ganglien der Speicheldrüsen durch Nerven, die aus dem Digestionsapparat kommen und im *vagus* aufsteigen, interessiert uns weniger, als die gesteigerte Erregung der Endigungen der sensibeln Drüsennerven.

Wie wir sahen, dass bei Anhäufung von Kohlensäure im Blut die letztere prädisponirend auf den Austausch zwischen Blutzelle und Muskelzelle wirkte, und eine starke Reizung der sensibeln Muskelnerven erzeugte, ebenso wirkt die Anhäufung von Endproducten im Blut steigernd auf den Austausch zwischen Blutzellen und Drüsenzellen ein, und erzeugt so eine stärkere Reizung der sensibeln Drüsennerven, was bei Nierenschrumpfung an der Reflexwirkung, der Hypertrophie des secretorischen Circulationsapparats und der Hypertrophie der Nierenepithelien selbst deutlich zu sehen ist.

Wie nach Vagusdurchschneidung die Kohlensäureanhäufung die sensibeln Muskelnerven stark reizt, so reizt nach Nierenschrumpfung die Anhäufung der Endproducte die noch übrigen sensibeln Drüsennerven in weit höherem Grade.

§. 25.

Wenden wir uns jetzt zu dem secretorischen Circulationsapparat und den secernirenden Organen.

Da die Zellen der Nieren automatisch nicht arbeiten etc., so blieb uns nur die Annahme übrig, dass dieselben durch centrifugale Nerven zu ihrer Thätigkeit angeregt worden. Da der secretorische Circulationsapparat ebenfalls automatisch nicht arbeitet, eine Reizung desselben „durch das in seiner Zusammensetzung geänderte Blut“ durch Endproducte etc. ebenfalls nicht vorliegt, so kann eine Erregung der Ganglien der besonderen Musculatur des linken Ventrikels nur auf reflectorischem Wege durch Reizung irgend welcher centripetalleitenden Nerven angenommen werden. Bei dem uns bereits bekannten Zusammenhang zwischen der besonderen Musculatur des linken Ventrikels und den drüsigen Apparaten bleibt uns analog wie beim Muskelgewebe nur die Annahme übrig, dass Ganglien existiren, von denen einerseits centripetale Fäden zu den Ganglien des secretorischen Circulationsapparats, und andererseits centrifugale sich verästelnde Fäden zu den harnstoffbereitenden Organen der Nieren abgehen. Indem diese Drüsenganglien sowohl centrale wie peripherische Verbindungen haben, sind sie im Stande, den secretorischen Circulationsapparat proportional der Drüsenenthätigkeit arbeiten zu lassen. Denn je thätiger die Drüsen sind, desto mehr Blut muss der secretorische Circulationsapparat in die Aorta treiben.

Wir sehen durch den nach der Geburt eintretenden physiologischen Vorgang der Harnstoffbereitung etc. und die dadurch stattfindende functionelle Restitution der Blutzellen die Bahnen, auf denen Reize zu den Ganglien der Nieren und von da centripetal zum Herzen gelangen können, nach der Geburt in einen neuen Zustand durch einen vor der Geburt nicht vorhandenen Reiz versetzt.

Wir müssen noch untersuchen, ob das Strombett, in dem dieser Reiz entsteht, geeignet ist, einen physiologischen Reiz für den secretorischen Circulationsapparat zu liefern. Da alles Venenblut des ganzen Körpers die Lungen passirt hat und sich hier vollständig vermischt, so haben wir in dem Blut der Aorta einen durchschnittlichen Gehalt an Endproducten der Albuminate, der der Energie des Stoffwechsels genau entspricht. Je stärker der Stoffwechsel im Körper, desto reicher ist das Blut an Endproducten. Da nun die Nierenarterien ihr Blut direct aus der Aorta beziehen, so besitzen die Nierenarterien in ihrem Blut ebenso wie die Lungenarterie ein genaues Maass der Energie des Stoffwechsels. Da die drüsigen Apparate der Nieren, wenn sie einmal thätig sind, eine specifische Beziehung zu den Endproducten haben (vergleiche Virchow, Cellularpathologie 272), so richtet sich die Energie der Harnstoffbereitung in den Epithelien und die dadurch eintretende functionelle Restitution der Blutzellen und ihrer Territorien nach dem Gehalt des Blutes an Endproducten, wie das Maass der functionellen Restitution der Blutzellen in den Lungen von ihrem Ge-

halt an Kohlensäure abhing. Die rythmische Action des secretorischen Circulationsapparates und die Intensität des Verbrennungsprocesses in den Nieren wird analog wie beim Respirationsapparat unterhalten durch die Entfernung der Endproducte selbst; und da hierdurch dem Bedürfniss des Körpers, sich seiner nicht mehr benutzbaren Endproducte zu entledigen, Genüge geschieht, so würde die weitere rythmische Action des secretorischen Circulationsapparats und der secernirenden Drüsen sistirt werden, wenn nicht die Fortdauer des Oxydationsprocesses in den Muskeln die Fortdauer der Bildung von Endproducten bewirkte und damit eine Fortdauer der Harnsäure- und Harnstoffbereitung unterhielte. So wird die Reizung der sensibeln Drüsennerven und der Nierenganglien und durch diese centripetal die Fortdauer der Reizung des secretorischen Circulationsapparats (durch den Herzvagus) centrifugal die Fortdauer der Reizung der drüsigen Gebilde unterhalten. Ursache und Wirkung reguliren sich auch hier gegenseitig, um eine Constanz der Wirkung zu erzielen.

Bringt der secretorische Circulationsapparat mehr Blut in die Nierenarterien (Steigerung des Aortendrucks), als er proportional den beiden anderen Circulationsapparaten (der nutritiven Herzpumpe und dem respiratorischen Circulationsapparat) und damit proportional der Energie des Muskelstoffwechsels arbeitend darf, so werden mehr Endproducte zu Harnstoff und Harnsäure verbrannt, als in derselben Zeit producirt worden. Damit sinkt der Gehalt des Blutes an Endproducten, die Thätigkeit der Nieren sinkt und damit die Reizung der sensibeln Drüsennerven, der Ganglien des secretorischen Circulationsapparats; damit der Aortendruck.

Liefert der secretorische Circulationsapparat zu wenig Blut, und strömt durch das Sinken des Aortendrucks zu wenig Blut durch die Nieren, so werden weniger Endproducte verbrannt, als producirt werden. Damit steigt der Gehalt des Aortenblutes an Endproducten, die Thätigkeit der Epithelien nimmt zu. So wird die Reizung der sensibeln Drüsennerven, der Nierenganglien und damit die Erregung des secretorischen Circulationsapparats stärker, bis dieselbe wieder einen Aortendruck herstellt, der eine Blutmenge, die der Energie des Stoffwechsels entspricht, durch die Nieren treibt.

Es giebt welche, die da meinen, die Nieren seien nur eine Filtrirmaschine, wie andere die Lungen für einen Blasebalg halten. Wie wollen denn die Anhänger dieser Lehre erklären, dass wir bei gewaltigen Veränderungen der Nieren z. B. amyloider Degeneration, bald eine geringe, bald eine abnorm grosse Menge des gelassenen Harns haben? Ich meine, die vom Aortendruck abhängige und durch die *glomeruli* ausgeführte Filtration in den Nieren ist eine ebenso untergeordnete Function der

Nieren, wie die Blasebalgswirkung bei den Lungen. Die Hauptfunction der Nieren ist eine secretorische, eine Oxydation der Endproducte zu Harnstoff und Harnsäure.

Der Filtrirapparat ist eine untergeordnete Function, um die Endproducte rascher fortzuschwemmen; die Hauptfunction der Athmung ist eine circulatorische, um den Blutzellen die Möglichkeit zu geben, sich der Kohlensäure zu entledigen. Der Blasebalg ist eine untergeordnete Function, um die abgegebene Kohlensäure rascher auszuführen. Die durch den Filtrirapparat der Nieren veranlasste Fortschaffung der Endproducte erleichtert den drüsigen Apparaten ihre Arbeit, die functionelle Restitution der Blutzellen und ihrer Territorien. Bei mangelhaftem Zustande der Filtrirmaschine, wenn auch die Thätigkeit der drüsigen Apparate sonst vorzüglich ist, können letztere ihre Arbeitsleistung nur spärlicher ausüben. Es würden nicht so viel Endproducte fortgeschafft werden, wie sonst. Denn da nicht alle Endproducte erst zu Harnstoff verbrannt werden müssen, um entfernt zu werden, sondern in niedrigeren Oxydationsstufen, Harnsäure etc. fortgehen, so würde bei Fehlen des Filtrirapparats die cellulare Thätigkeit der Epithelien auch die Harnsäure etc. noch in Harnstoff verwandeln. Trotz normaler Arbeitsleistung der Epithelien fände quantitativ eine Verminderung der Ausfuhr abgenutzter Producte statt; die längere Anwesenheit des Harnstoffs könnte auch störend auf die Function der Nierenepithelien wirken. Die Anhäufung der Endproducte im Blut gäbe einen abnorm starken Reiz für die secretorische Thätigkeit.

Es fände eine heftige Reizung der sensibeln Drüsennerven, dadurch der Nierenganglien statt, welche centrifugal eine gesteigerte Thätigkeit der Epithelien, centripetal eine heftige Reizung der Ganglien des secretorischen Circulationsapparats, intensives Herzklopfen veranlassen würde. Von diesen eine Modification physiologischer Erregungen darstellenden pathologischen Zuständen wird später gehandelt werden.

Analog tritt bei den Lungen, wenn auch die circulatorische Leistung der Athmung vorzüglich ist, bei mangelhafter Thätigkeit des Blasebalgs (Croup) eine unvollkommene functionelle Restitution der Blutzellen ein. Die Kohlensäureanhäufung im Blut giebt einen pathologischen Reiz für die Endigungen der sensibeln Muskelnerven; gewaltige Muskelecontractionen (Dyspnoe) sind die Folgen.

§. 26.

„Alle heutige Pflanzenphysiologie (Virchow, Cellularpathologie Seite 265) beruht auf der Erforschung der Zellenthätigkeit, und wenn man sich immer noch sträubt, dasselbe Prinzip in die

thierische Ooeonomie einzuführen, so ist, wie ich glaube, gar keine andere Schwierigkeit da, als die, dass man die ästhetischen und moralischen Bedenken nicht zu überwinden vermag."

Vergleicht man die Entwicklung eines Thieres mit der einer Pflanze, so trifft man in der ersten Zeit eine ganz analoge Reihe von organischen Vorgängen. Beide Keime zeigen eine reichliche Zellenproliferation. Es tritt bald eine Differenzirung der Gewebe ein; die Zellencomplexe beziehen die zu ihrer Ernährung notwendigen Substanzen direct aus ihrer Umgebung, aus dem Boden, auf dem sie sich entwickeln. Aber diese Aehnlichkeit der Entwicklung dauert nur kurze Zeit. Zwar bauen sich beide Gerüste durch fortgesetzte Proliferation weiter auf; aber während die sämtlichen Zellen des Pflanzengewebes ihren Stand inne halten, keine ihren Platz wechselt, ausser den geringen Veränderungen, welche durch das Wachsthum erzeugt werden, scheiden sich die Zellen des Thieres in zwei Gruppen. Die eine Gruppe, die das Zellengerüst bilden, verhalten sich in Bezug auf ihren Stand ähnlich wie die der Pflanzen; die der zweiten Gruppe hingegen verlassen ihre ursprünglichen Wohnsitze, um eine Wanderung anzutreten. Sie treten aus dem Inneren heraus, kommen in Berührung mit der Oberfläche, geben einen Theil der vorher aufgenommenen Stoffe daselbst ab, gehen in das Innere und kehren behufs ihrer Restitution wieder an die Oberfläche zurück. Beim Erscheinen der Wanderzellen an der Oberfläche treten bestimmte cellulare Veränderungen ein, die einerseits abhängen von der Thätigkeit der Zelle selbst, andererseits von der Beschaffenheit der Aussenwelt. Ist die Zelle getödtet, z. B. durch Kohlenoxyd, so verliert sie die Fähigkeit, mit der Aussenwelt zu correspondiren; sie nimmt keinen Sauerstoff mehr auf. Tritt die Wanderzelle unter günstigen Bedingungen an die Aussenwelt, kommt sie z. B. mit überschüssigem Sauerstoff zusammen, so richtet sich ihre cellulare Thätigkeit lediglich nach ihrer eigenen Verfassung. Hat sie im Innern viel Kohlensäure in ihr Territorium aufgenommen, so wird ihre cellulare Thätigkeit an der Aussenwelt eine um so stärkere.

Das Maass der Thätigkeit der Wanderzellen richtet sich also genau nach ihrer Thätigkeit im Inneren des Organismus, und ihre functionelle Restitution giebt ein genaues Maass ihrer im Inneren statthabenden cellularen Function. Indessen hat die cellulare Thätigkeit der Wanderzellen bestimmte Grenzen. Da nun das Zellengerüst des Thierkörpers nicht, wie das die Pflanze constituirende Zellencomglomerat, mit dem Boden, auf dem es entstanden ist, verwachsen bleibt, sondern sich loslöst, so fällt damit den Wanderzellen allein die Thätigkeit zu, die Nahrungsmittel für den Thierkörper aufzunehmen und die Endproducte abzuführen. Da die cellulare Thätigkeit der Wanderzellen bestimmte Grenzen hat,

so muss daher das den Thierkörper bildende Zelleneonglomerat dafür sorgen, dass die nöthige Anzahl Wanderzellen mit der nöthigen Schnelligkeit in Bewegung ist, damit die durch die Wanderzellen ausgeführte Dienstleistung dem Bedürfniss des Organismus entspricht.

Beim Respirationsapparat hatten wir gesehen, dass, wenn die Anzahl zu gering wird, jeder Wanderzelle also eine grössere eellulare Function zugemuthet wird, dieser Uebelstand durch centripetalleitende Nerven, welche das gesteigerte Athembedürfniss zu den Ganglien der Athmungsorgane trugen, abgestellt wurde, indem der respiratorische Circulationsapparat sofort eine grössere Anzahl Wanderzellen an der Oberfläche vorbeiführt.

Es kommen die Wanderzellen indess mit den Zellen des Körpers nicht in directe Berührung.

In wenigen Geweben finden sich in der Intercellularsubstanz die wirksamen Elemente, die Zellen, isolirt vor (Knorpel). In den meisten Geweben treten die Zellen durch Ausläufer in Communication und bilden ein grosses Canalsystem durch das Zelleneonglomerat. Dieses Canalsystem steht einerseits mit Röhren in Verbindung, welche von den Wanderzellen passirt werden, andererseits mit Lymphgefässen; es vermittelt die Ernährung der Gewebe; das Canalsystem der Wanderzellen dagegen erscheint als grosse Heerstrasse für alle möglichen in den Körper eingeführten und daselbst producirten Substanzen, aus der jedes Zellenterritorium des Binde substanzgerüsts durch Vermittelung des Saftcanalsystems seine Bedürfnisse bezieht, und durch welche alle Endprodukte fortgeschwemmt werden.

Je lebhafter die Ernährung des Zellengerüsts, desto grösser ist die Veränderung, welche die Wanderzellen und ihre Territorien erleiden. Sie erscheinen mehr als passive Wesen, deren eellulare Thätigkeit sich nach den Bedürfnissen anderer zelliger Elemente richtet. Da die zellige Veränderung der Wanderelemente aber innerhalb bestimmter Grenzen sich befindet, so muss, wie schon erwähnt, auch eine genügende Anzahl Wanderzellen die Blutröhren mit einer bestimmten Geschwindigkeit passiren, und es muss (analog wie beim Respirationsapparat) eine Vorrichtung vorhanden sein, um je nach den Bedürfnissen des Zellengerüsts bald mehr, bald weniger Zellen in der Zeiteinheit die Canäle passiren zu lassen. Bestände das Zellengerüst aus gleichartigen Elementen, so wäre eine solche Vorrichtung überflüssig. Denn da die Wanderzellen mit ihren Territorien nicht allein ihren bewegenden Apparat passiren, sondern ihn auch ernähren, so hätte derselbe an der zelligen Veränderung der wandernden Elemente, welche die zu seiner eigenen Ernährung bestimmten Röhren passiren, ein genaues Maass für das Bedürfniss des Thierkörpers.

Es hat sich indessen, und darin zeigt sich ein fernerer Unterschied zwischen Pflanze und Thier, in einer grossen Zahl der Thierzellen contractile Substanz abgelagert. Es bilden sich Muskelzellen. Dieses contractile Gewebe unterscheidet sich von dem übrigen Zellencomplex dadurch, dass es einmal zu seiner Ernährung viel mehr Stoffe verbraucht, als die anderen Gewebe, und zweitens, dass die Summe der den Muskelzellen zu liefernden Stoffe sehr wechselt, weil die Muskelzellen nicht nur nutritiv, sondern auch functionell thätig sind.

Da nun proportional der functionellen Thätigkeit der Stoffverbrauch sich steigert, so sind die Ansprüche des Muskelgewebes in Bezug auf die Anzahl der in der Zeiteinheit ihr Terrain passirenden Blutzellen bald geringer, bald grösser. Wenn das Muskelgewebe das thätigste Gewebe im Zellengerüst des Thierkörpers ist, so begreift man, dass die die Wanderzellen bewegende Kraft dem Bedürfniss des ganzen Thieres entspricht, wenn es dem Bedürfniss des Muskelgewebes entspricht. Es wäre sogar eine überflüssige Einrichtung, wenn das übrige Zellengerüst sich noch mit dem für die Ernährung sorgenden Bewegungsapparat in Verbindung setzte.

Genügt die Anzahl und Schnelligkeit der Wanderzellen dem Muskelgewebe, so genügt sie auch dem übrigen Zellengerüst.

Es fragt sich nur noch, auf welche Weise dem nutritiven Circulationsapparat (der gemeinsamen Musculatur beider Ventrikel) das Bedürfniss des Muskelgewebes übermittelt wird. Wir sind in dieser Beziehung wieder auf die Analogie mit dem Respirationsapparat angewiesen. Wenn dort die cellulare Veränderung der Wanderzellen das Bestimmende für die Thätigkeit des respiratorischen Circulationsapparats war, so können wir wohl, ohne zu irren, annehmen, dass die cellulare Veränderung der Wanderelemente in der Nähe des Muskelgewebes das Bestimmende für den nutritiven Circulationsapparat ist. Wie dort bei dem einen Circulationsapparat centripetale Nerven die Bahn waren für den physiologischen Reiz, so können wir bei einem zweiten Circulationsapparat wohl dasselbe erwarten.

Bei einer Pflanze sehen wir ähnliche Beziehungen nicht. Wir haben dort kein Nervensystem. Wenn in dem Zellencomplex der Pflanze auch die einzelnen im Dienst des Organismus stehen, so functioniren sie für das Individuum doch nicht in einer so hervorragenden Weise. Der mehr homogene Bau der Pflanzen, das je nach den Jahreszeiten fast Stationäre der zelligen Thätigkeit macht eine dem Nervensystem des Thieres vergleichbare Einrichtung überflüssig. Die grössere Differenzirung der Thiergewebe und der mit jedem Augenblick sich ändernde Zustand der cellularen Thätigkeit macht ein Nervensystem, d. h. eine Verbindung der

einzelnen thätigen Apparate des Körpers mit einem Apparat, der für sämmtliche Organe des Körpers thätig ist, zu einer Nothwendigkeit. Denn nur dadurch ist dieser Ernährungsapparat des Körpers im Stande, den Ansprüchen des Organismus zu genügen.

Indessen das Muskelgewebe, welches in dem Zellengerüst des Thierkörpers sich entwickelt, unterscheidet sich nicht nur durch seine höhere Organisation von den übrigen Zellencomplexen, sondern auch durch die Verschiedenartigkeit seiner Zustände. Denn selbst die höhere Organisation, die höhere cellulare Thätigkeit der Muskelzellen würde immer noch nicht erfordern, dass die einzelnen Muskelprovinzen des Körpers mit dem die Wanderzellen in Bewegung setzenden Triebwerk in Verbindung treten. Denn da dieses Triebwerk, der nutritive Circulationsapparat, selbst aus Muskelzellen besteht, so würde eine mangelhafte Ernährung des Muskelgewebes durch eine zu geringe Schnelligkeit der Wanderzellen (des Blutstroms) sehr bald von dem Triebwerk selbst empfunden werden.

Bis hierhin wäre in der Entwicklung von Pflanze und Thier und der sich daraus ergebenden Folgen nur ein wesentlicher Unterschied, der der Existenz von Wanderzellen im Thierkörper. Die Nothwendigkeit der Existenz von Nerven, welche die Peripherie mit dem Innern verbänden, läge eben so wenig vor, wie bei den Pflanzen.

Da aber das Muskelgewebe veränderungsfähig ist, da ferner mit jeder Veränderung des Muskelgewebes eine Erhöhung oder Verminderung des Ernährungsbedürfnisses verknüpft ist, so muss der nutritive Circulationsapparat so mit den Muskeln verbunden sein, dass er in jedem Augenblick proportional dem Muskelstoffwechsel arbeitet. Denn Muskelaction, Bewegung, dem Willen unterworfen, ist das Characteristicum des höheren Thieres. Die contractile Substanz des Muskels repräsentirt das Thier.

Wir haben schon oben ausgeführt, dass nicht sämmtliche Zellen mit dem nutritiven Circulationsapparat in Verbindung zu stehen brauchen. Die Verbindung mit den ernährungsbedürftigsten Zellenprovinzen genügt. Man könnte sagen: Eine solche Regulirung der Schnelligkeit der Wanderzellen könne durch die Wanderzellen, durch das Blut selbst bewirkt werden. Denn wenn das Muskelgewebe in einen veränderten Zustand geräth und die am Muskelgewebe vorbei passirenden Blutzellen eine grössere Veränderung erleiden, so hat der nutritive Circulationsapparat an den in ihn zurückkehrenden Wanderzellen selbst das Maass ihrer Veränderung, das Maass des Muskelstoffwechsels, das Maass der zum Muskelstoffwechsel nothwendigen Schnelligkeit des Blutes. Einmal müssten die thätigen Muskeln dann warten, bis die durch sie hindurchgegangenen Zellen den Weg zum Herzen zurückge-

legt hätten; zweitens, und das ist die Hauptsache, geht auf dem Wege zum Herzen zurück das Maass verloren.

Denn die Wanderzellen kommen entweder (Placenta) in Berührung mit anderen Wanderzellen, die bereits eine complete functionelle Restitution (in der Placenta) erlitten haben, oder sie erleiden in ihrer Totalität (Lungen) eine functionelle Restitution, die proportional ist dem im Muskelgewebe eingetretenen Verluste an Sauerstoff und Ueberschuss an Kohlensäure. In beiden Fällen gehen in den Ernährungsapparat Elemente zurück, die nicht mehr in ihrer Beschaffenheit das Maass der peripherischen Muskelthätigkeit besitzen.

Wie beim Respirationsapparat eine directe Nervenverbindung nöthig war, welche aus den Lungen das Maass der functionellen Restitution zu den Centralorganen der Athmung überbietet, so muss auch aus dem Muskelgewebe das Maass der functionellen Verluste der Wanderzellen den Centralorganen des nutritiven Circulationsapparates angezeigt werden. Dies geschieht durch die sensibeln Muskelnerven.

Da die functionelle Restitution der Wanderzellen in der Placenta proportional ist dem Ernährungsprocess im Körper, so hätte der Organismus den im Foetus thätigen nutritiven Circulationsapparat (wie später den respiratorischen Circulationsapparat durch die Lungenvagi) so einrichten können, dass centripetalleitende Nerven aus der Placenta zu dem nutritiven Circulationsapparat gelangten. Dass sich der Organismus dieser Placentarrespiration, dieses sicheren Maasses für die Energie des im Körper stattfindenden Stoffwechsels, nicht zur Leitung eines Circulationsapparats bedient (indem die Placenta ganz nervenlos ist), beweist, dass er im Körper selbst ein anderes genaues Maass besitzen und dasselbe mit dem nutritiven Circulationsapparat verbunden haben muss. Und welches? Wir sehen die functionelle Restitution der Blutzellen später als physiologischen Reiz eines Circulationsapparates auftreten.

Eignet sich nicht ebenso gut, wie die functionelle Restitution der Wanderzellen, so ihre durch das Muskelgewebe stattfindende functionelle Thätigkeit, welche der als functionelle Restitution in dem Respirationsapparat stattfindenden gleich ist, zur physiologischen Ursache eines anderen Circulationsapparats?

Wie wir nun bei dem secretorischen Circulationsapparat sahen, dass Drüsenganglien vorhanden waren, die centrifugal mit Drüsenzellen, centripetal mit den Ganglien der besonderen Museulatur des linken Ventrikels in Verbindung standen, so sind analog die Muskelganglien centrifugal mit dem Muskelgewebe, centripetal mit den Ganglien der gemeinsamen Museulatur beider Ventrikel verbunden. Wie nun sensible Drüsennerven, in das Drü-

sengewebe eingebettet und physiologisch erregt durch die cellulare Thätigkeit der drüsigen Elemente, den Drüsenganglien das Maass der Reizung ertheilten, so geben beim Muskelgewebe die sensibeln Muskelnerven den Ganglien die Stärke der Erregung. Sie sind in das Muskelgewebe eingebettet und werden physiologisch erregt durch den Muskelstoffwechsel selbst.

Wird den Muskeln mehr Blut zugeführt, als nothwendig ist, so wird die Veränderung, welche die Wanderzellen beim Passiren des Muskelgewebes erleiden, geringer. Demzufolge sinkt die Reizung der Endigungen der sensibeln Muskelnerven, und die Reizung nimmt ab. Liefert dagegen der nutritive Circulationsapparat den Muskeln weniger Blut, weniger Wanderzellen, so ist die functionelle Thätigkeit der letzteren um so stärker; die Reizung der Endigungen der sensibeln Muskelnerven nimmt zu und die Herzaction wird energischer.

Die Bewegungen des nutritiven Circulationsapparats, der gemeinsamen Musculatur beider Ventrikel, werden veranlasst durch die functionelle Thätigkeit der Wanderzellen im Muskelgewebe, und da hierdurch dem Sauerstoffbedürfniss des Muskelgewebes Gönne geschieht, so würde die Herzbewegung sistirt werden, wenn nicht die Fortdauer des Muskelstoffwechsels eine Fortdauer der Veränderung der Wanderzellen, damit die Reizung der sensibeln Muskelnerven, und so die Erregung der Ganglien des nutritiven Circulationsapparats bewirkte. Ursache und Wirkung reguliren sich auch hier gegenseitig, um eine Constanz der Wirkung zu erzielen.

§. 27.

Ein fernerer Unterschied zwischen Pflanze und Thier besteht darin, dass die Oberfläche des letzteren durch centripetalleitende Nerven in Verbindung steht mit den Muskelganglien, d. h. mit den Nervenzellen der Apparate, welche vorwiegend das Thier characterisiren. Die Erregung dieser Fäden findet statt durch die Perspiration. Nach Unterdrückung derselben lässt der Muskeltonus nach, weil eine der beiden physiologischen Ursachen desselben zum grössten Theil verschwindet. Die Erforschung dieser Vorgänge hängt unmittelbar zusammen mit der Frage nach der Bedeutung der Eigenwärme für den thierischen Organismus.

Wie die Kohlensäure ein Product des thierischen Stoffwechsels ist und wie das Austreiben der Kohlensäure durch den Lungengaswechsel, die functionelle Restitution der Blutzellen in den Lungen, die physiologische Ursache der Vagusreizung hervorruft, gerade so ist die Wärme ein Product des Stoffwechsels, und das Verschwinden derselben durch die Perspiration der Haut, die functionelle Restitution der Blutzellen in Bezug auf Wärme

und Wassergehalt, bildet den physiologischen Reiz anderer Apparate.

Prüfen wir zunächst die Anschauung derjenigen, welche die Wärme selbst als mehr oder weniger ausschliesslichen Zweck der sie hervorbringenden Vorgänge betrachten. Es stützen sich diese bekanntlich auf die Eintheilung der Nahrungsmittel, wie sie von Liebig aufgestellt wurde, wonach die Kohlenhydrate und Fette lediglich zur Wärmebildung verwandt werden sollen, um gewisse vitale Processe entstehen und ablaufen zu lassen. Ist nun die Wärme ein so nothwendiges Agens für viele vitale Processe in der Weise, dass die Energie derselben von der Höhe der Temperatur abhängig ist, so müssen wir erwarten, dass das Blut, welches im Foetus kreist, eine niedrigere Temperatur hat, als nach der Geburt; dass aus diesem Grunde „die vitalen Processe“ des foetalen Lebens weniger intensiv verlaufen und dass aus diesem Grunde die Unthätigkeit einer Reihe von Organen zu erklären sei, die sich nach der Geburt in lebhafter Thätigkeit befinden.

Da im Foetus Oxydationsprocesse stattfinden, da in Folge der Oxydationsprocesse Wärme gebildet wird, so muss der Foetus, wenn das Leben möglich sein soll, seine Production an Wärme abgeben. Denn dass im Foetus Wärme producirt wird, steht nach den Forschungen v. Baerensprung's in Müller's Archiv, 1851, 126, wohl ausser Zweifel. Die in Folge der foetalen Oxydationsprocesse gebildete Wärme kann nur auf zwei Wegen abgegeben werden, einmal durch das Fruchtwasser, und zweitens durch das Blut der Placenta. Da in der Placenta eine fortwährende Strömung des Blutes stattfindet, so wird der Temperatur-austausch zwischen dem Blut der Nabelarterien und dem Blut der Mutter ein sehr lebhafter sein, während der Austausch zwischen der Haut des Foetus und dem Fruchtwasser weniger intensiv stattfindet. Die Abgabe von Wärme in der Placenta wird ungleich bedeutender sein, als die vermitteltst des Fruchtwassers, weil in derselben eine grosse Menge mütterlichen Blutes, bereits durch die Perspiration und den Lungengaswechsel abgekühlt, in unmittelbaren Contact mit dem foetalen Blute tritt. Wenn eine Abgabe von Wärme in der Placenta stattfinden soll, so muss das Blut der Nabelarterien eine höhere Temperatur zeigen, als das mütterliche Blut. Es ergibt sich demnach hieraus, dass das im Foetus circulirende Blut überhaupt eine höhere Temperatur besitzen muss, als 37 Grad.

Da ferner (vergleiche die Perspiration der Haut §. 13) der Muskeltonus im Foetus geringer ist, als nach der Geburt, der Muskelstoffwechsel aber im Organismus der wichtigste „vitale“ Process ist, von dessen Stärke die anderen Processe, Athem- und Herzbewegung, Nierenthätigkeit etc. abhängen, so ergibt sich,

dass eine gesteigerte Temperatur des Organismus, wie wir sie beim Foetus nachgewiesen, anstatt eine Erhöhung des Muskelstoffwechsels und der davon abhängigen Processe zu veranlassen, überhaupt nicht einmal ausreicht, einen normalen Muskeltonus zu unterhalten, dass also in der Temperatur des Blutes ein physiologisches Agens für vitale Processe nicht in der Weise zu suchen ist, dass die Temperatur die Höhe der Processe physiologisch bestimmt.

Aus der Thatsache, dass vor der Geburt ein geringerer Muskelstoffwechsel stattfindet, als nach derselben, ergibt sich die unmittelbare Frage: Warum nimmt der Muskelstoffwechsel sofort beim Eintreten des Körpers in die atmosphärische Luft zu, abgesehen von der durch das Wachsthum und durch willkürliche Muskelbewegung stattfindenden Steigerung?

Die Gründe hierfür können nur in zwei Dingen liegen: Entweder ist die Steigerung des Muskelstoffwechsels bedingt durch den Umstand, dass die Muskeln nach der Geburt bewegt werden sollen, und dass desswegen auch der ruhende Muskel einen andauernd gesteigerten Stoffwechsel unterhalten muss, oder die andauernde Steigerung des Muskelstoffwechsels ist veranlasst durch den Wechsel des Mediums, den wir bei der Geburt erleiden. Da, wie die Kindesbewegungen zeigen, im Foetus Muskelcontractionen stattfinden, da eine Function der Muskeln also auch bei den foetalen Muskeln möglich ist, so bleibt nur übrig, die andauernde Steigerung des Stoffwechsels im ruhenden Muskel als eine unmittelbare Folge des Wechsels des Mediums aufzufassen.

Wenn wir die Abgabe von Wärme vor und nach der Geburt vergleichen, so unterliegt es keinem Zweifel, dass der Wärmeverlust nach der Geburt ein erheblich bedeutenderer ist; denn vor der Geburt wird die Wärme dem Foetus entzogen durch eine flüssige Umgebung von nur wenig niedrigerem Temperaturgrade, nach der Geburt aber durch die gasförmige, in Wassergehalt und Temperatur beständig wechselnde Atmosphäre. Der Thierkörper besitzt eine in ziemlich engen Grenzen schwankende Eigenwärme, innerhalb deren allein seine Existenz möglich ist. Diese Eigenwärme ist aber nicht unabhängig von der Temperatur des umgebenden Mediums, wird vielmehr durch dieselbe mitbestimmt. Es muss der thierische Organismus geeignet sein, die durch die verschiedene Temperatur des umgebenden Mediums verschiedenen Wärmeverluste zu ersetzen, und kann er dies nur dadurch, dass er seinen Muskelstoffwechsel bald steigert, bald vermindert. Steigert er den Muskelstoffwechsel, so steigert er die Wärmequelle und umgekehrt.

Da das Medium, in dem sich der Organismus vor der Geburt befindet, so heiss ist, dass nur geringe Wärmeverluste ein-

treten, der in der Zeiteinheit stattfindende Wärmeverlust aber ein wesentlicher Factor ist, mit dem der lebende Thierkörper rechnen muss, so ist eine Rücksichtnahme auf diesen Factor im foetalen Leben ebenso vermindert, wie auf die anderen Factoren, die Abfuhr der Kohlensäure, den entsprechenden Ersatz durch Sauerstoff, die Abfuhr der Endproducte etc. Der foetale Muskelstoffwechsel genügt für die foetalen Wärmeverluste.

Da die im Dienst des Organismus befindlichen Organe sich nach der Intensität des Muskelstoffwechsels richten, der Muskelstoffwechsel aber nach der Höhe des Muskeltonus, so bleiben uns nur zwei Nervenbahnen übrig, um die der Umgebung angemessene Constanz des Muskeltonus und damit die Constanz der Körpertemperatur zu erklären; die sensibeln Muskelnerven und die sensibeln Hautnerven.

Um zu ermitteln, welches der physiologische Reiz ist, der die Höhe des Muskeltonus der Temperatur der Umgebung anpasst, müssen wir zunächst constatiren, welcher Weg am geeignetsten ist, den Ganglien der Körpermusculatur das Bedürfniss des Wärmequantums und dadurch die Höhe des Muskeltonus zu übermitteln.

Das Blut, welches die Capillaren der Körpermusculatur passirt, erleidet Veränderungen, die sich nach der Energie des daselbst stattfindenden Muskelstoffwechsels richten, und ist verschieden je nach der in den einzelnen Muskeln herrschenden Thätigkeit. Die von dem Blute hier aufgenommene Wärme, welche eine Einwirkung auf die sensibeln Muskelnerven haben könnte, richtet sich nach der Thätigkeit des betreffenden Muskels und ist unabhängig von den Wärmeverlusten an der Oberfläche.

Betrachten wir den anderen Weg. Durch die Haut wird der Körper bedeckt, und die Abgabe der Temperatur des Thierkörpers geschieht im Wesentlichen durch diese; denn die anderen Wärmeverluste, durch Lungen, Nieren, Darmkanal, sind im Verhältniss hierzu nur unbedeutend. Es entspricht demnach der in der Haut stattfindende Wärmeverlust fast genau dem Wärmeverlust des ganzen Organismus. Von den beiden Wegen (sensible Muskelnerven und sensible Hautnerven), auf denen der physiologische Reiz, welcher dem Wärmeverlust des Körpers entspricht, zu den Ganglien gelangen kann, ist also nur der durch die sensibeln Hautnerven geeignet. Da wir nun die Perspiration, die in der Haut stattfindende functionelle Restitution der Blutzellen in Bezug auf Wärme als Reiz der Hautnerven ermitteln können, so ist die Reizung der Hautnerven annähernd proportional den Wärmeverlusten. Die Endigungen der Nerven liegen in der Haut und kommen im Foetus mit demselben heissen Blute in Berührung, welches, die Temperatur des mütterlichen Blutes übersteigend, auch das Innere des Foetus ernährt. So

wenig wie bei den sensibeln Muskelnerven eine directe Reizung durch die Temperatur des foetalen Blutes angenommen werden kann, so wenig liegt bei den sensibeln Hautnerven eine directe Reizung durch Wärme vor. Wenn es auch gelingt, durch hohe Hitzegrade eine Steigerung der Körpertemperatur hervorzurufen, so kann hierin doch nur ein gleich zu erörternder pathologischer Zustand gefunden werden. Der physiologische Reiz der sensibeln Hautnerven liegt anstatt in einem bestimmten Wärmegehalt des Blutes, welcher eventuell durch Kohlenhydrate und Fette als reines Brennmaterial erzeugt würde, in einem physiologischen Vorgang, in dem in der Haut eintretenden Verlust an Wärme, in der functionellen Restitution der Blutzellen in Bezug auf ihre Temperatur. Wenn die Hitze die reizende Eigenschaft für die sensibeln Hautnerven besässe, so würde sich der foetale Muskelstoffwechsel vor der Geburt auf einer bedeutenderen Höhe befinden, als nach der Geburt. Die vorübergehenden Steigerungen der Blutwärme der Mutter würden diesen Reiz so steigern, dass ein Zustand einträte, wie er nur bei den heftigsten Fiebererscheinungen vorhanden ist, und die Annahme, dass ein solcher Zustand Monate lang andauern könnte, wird doch Niemand machen wollen.

Wir haben auf den grossen Unterschied in dem Tonus der Körpermusculatur aufmerksam machen müssen, der vor der Geburt nur von einem, nach der Geburt von zwei physiologischen Reizen unterhalten wird. Diese Differenz muss deshalb hervorgehoben werden, weil hieraus die geringe Wärmeproduction des Foetus resultirt, obschon das im Foetus circulirende Blut einen hohen Wärmegehalt besitzt. Die Steigerung des Muskelstoffwechsels nach der Geburt hat eine grössere Temperatursteigerung an den Endigungen der sensibeln Muskelnerven im Gefolge.

Während wir beim Gebornen durch eine künstlich gesteigerte Temperatur vorübergehend einen erhöhten Stoffwechsel, eine grosse Thätigkeit der Athmung und der Herzpumpen wahrnehmen, beobachten wir beim Foetus bei ähnlichen Temperaturverhältnissen keine analogen Erscheinungen. Der Grund hierfür liegt darin, dass die Production von Wärme durch die Musculatur des Foetus so gering ist, dass der Wärmeverlust durch die Placenta und Fruchtwasser ausreichend stattfindet, um die in der Zeiteinheit producirte Wärme abzuführen. Es kann daher ein erhebliches Steigen der Körpertemperatur und eine Stoffwechselsteigerung nicht eintreten. Wir sehen also, dass eine Temperatur, die auf Muskeln, welche einen geringen Tonus besitzen und wenig Wärme produciren, keinen bemerkbaren Einfluss hat, auf eine Körpermusculatur von starkem Stoffwechsel und starker Wärmeproduction in hohem Grade erregend einwirkt, gerade so wie arbei-

tende Muskeln durch einen Kohlensäuregehalt des Blutes, der auf weniger thätige Muskeln keinen Einfluss hat, sehr erheblich insultirt und reflectorisch zu stärkerer Action gezwungen werden.

So hatten wir nur analog wie beim Respirationsapparat constatirt (vergleiche 2. Heft 28):

- 1) dass die sensibeln Muskelnerven der Körpermusculatur nach der Geburt eine Verstärkung ihrer schon bestehenden Reizung erfahren, indem durch erhöhten Muskelstoffwechsel erhöhte Wärmeverluste auszugleichen sind;
- 2) dass die sensibeln Hautnerven, die im Foetus nicht erregt waren, von einem neu auftretenden physiologischen Reiz getroffen werden.

Die Fortdauer eines genügend starken Muskeltonus, welcher zur Existenz nothwendig ist, hängt allein ab von der Erregung der sensibeln Hautnerven, die ihrerseits auf die Ganglien der Körpermusculatur einen erregenden Einfluss ausüben, nach Analogie der im 2. Heft §. 3 entwickelten Gesetze.

Im foetalen Leben wird der Muskeltonus, soweit er zur Existenz und Fortentwicklung nothwendig ist (nutritive Reizung, Cellularpathologie 266), nur unterhalten durch die Einwirkung von Muskelzelle und Blutzelle auf einander, indem dieser Austausch als physiologischer Reiz der sensibeln Muskelnerven reflectorisch den Muskeltonus aufrecht erhält. Der foetale Muskeltonus, unfähig, eine Wärmemenge zu produciren, welche den nach der Geburt eintretenden Veränderungen der Umgebung entspricht, muss durch einen neu einwirkenden Reiz gesteigert werden. Vergleichen wir die Perspiration mit dem analogen Vorgange in der Placenta, so tritt das heisse foetale Blut mit dem abgekühlten Blut der Mutter durch Diffusion in Verbindung. Wie die Endproducte des foetalen Stoffwechsels, so wird auch die Wärme an das Blut der Mutter abgegeben. Im Foetus findet ein Verkehr zwischen Blutzellen von verschiedenem Wärmegehalt, beim Gebornen zwischen Blutzellen und der Atmosphäre statt. Ob nun die functionelle Restitution der Blutzellen in Bezug auf ihren Temperaturegehalt durch Austausch mit anderen Blutzellen oder mit der atmosphärischen Luft oder mit dem kälteren Wasser geschieht, ist eben so gleichgültig, wie die analogen Vorgänge bei der functionellen Restitution der Blutzellen in Bezug auf den Gasgehalt. Viel wichtiger ist die Thatsache, dass die Placenta nervenlos ist, während der Ort, wo nach der Geburt der analoge Vorgang der Abkühlung, die Perspiration, stattfindet, mit den Ganglien der Körpermusculatur durch centripetale Fäden verbunden ist. Eine vor der Geburt vorhandene Restitution der Wanderzellen, die, weil sie der Intensität der Wärmeverluste annähernd proportional ist, sich sehr gut als physiologischer Reiz

eignet, wird nicht verwerthet, weil ihre Verwerthung nicht nothwendig ist, und ist daher auch keine Verbindung mit den Centren vorhanden. Der gleichwerthige, nach der Geburt eintretende Vorgang, die Perspiration, wird verwerthet, weil er nothwendig ist, und hat daher eine Nervenverbindung mit den Ganglien der Körpermusculatur. Das mütterliche Blut sucht den Foetus bis auf die eigene Temperatur abzukühlen; darüber hinaus findet keine Abkühlung statt. Der Foetus hat demnach annähernd immer dieselbe Temperatur. Die Höhe des foetalen Muskeltonus, d. h. der Wärmequellen, bedarf also keiner besonderen Regulirung. Anders verhält es sich beim Gebornen. Wie die functionelle Restitution der Blutzellen in den Lungen durch Reizung des *vagus* die Intensität der Athembewegungen bestimmte, so bestimmt die functionelle Restitution der Blutzellen in der Haut durch Reizung der sensibeln Hautnerven die Höhe des Muskeltonus.

Es besteht aber ein grosser Unterschied zwischen der functionellen Restitution der Blutzellen in den Lungen und in der Haut in Bezug auf die Grenzen der Restitution. Während nach Lothar Meyer die Blutzellen in reinem Sauerstoff nicht wesentlich mehr Sauerstoff aufnehmen und Kohlensäure abgeben, wie in atmosphärischer Luft, während nach den schönen Versuchen von Wilhelm Müller eine functionelle Restitution noch eintritt, wenn eine wesentliche Veränderung des Sauerstoffgehaltes der einzuathmenden Luft künstlich herbeigeführt ist, so ist die functionelle Restitution in Bezug auf den Temperaturgehalt nicht nur abhängig von dem Bestand des Blutes an Wärme, sondern auch wesentlich von dem Medium, in welchem der Wärmeverlust stattfindet. Die Temperatur, welche die Blutzellen dadurch erlangen, hängt einmal von der Wärme ab, die sie im Organismus aufgenommen haben, und zweitens von der Temperatur des abkühlenden Mediums. Um daher die Grenzen der Temperatur inne zu halten, innerhalb deren er existiren kann, deckt der Organismus eine erhöhte Wärmeausgabe sogleich durch eine Steigerung des Muskelstoffwechsels. Dies wird durch die Versuche von Liebermeister bestätigt. Bereits beim Entkleiden vor dem Bade, sobald die Körperoberfläche in directe Berührung mit der Luft gebracht wird, steigt die Temperatur in der Achselhöhle. Nach dem Einsteigen in ein kaltes Bad tritt zuerst trotz des Kältegefühls eine Steigerung oder wenigstens keine Abnahme der Temperatur in der Achselhöhle ein; erst bei längerer Berührung des Körpers mit dem kälteren Wasser, wie beim Abtrocknen und Wiederan kleiden, sinkt die Temperatur.

Die Berührung mit dem kalten Medium bewirkt eine intensive functionelle Restitution der Blutzellen in Bezug auf ihre Temperatur. Demzufolge steigt die Reizung der sensibeln Haut-

nerven, welche ihrerseits eine Steigerung des Muskeltonus und der Wärmeproduction zur Folge hat, die in der Aehselhöhle messbar zu constatiren ist. Die Steigerung des Muskeltonus compensirt so nicht allein den gesteigerten Wärmeverlust, sondern erzeugt auch eine Steigerung der Körpertemperatur. Die durch die sensibeln Hautnerven herbeizuführende Steigerung des Muskeltonus hat aber bestimmte Grenzen. Erreicht die Abkühlung eine gewisse Intensität, so ist die Steigerung des Muskeltonus nicht mehr im Stande, die erhöhte Ausgabe zu decken und wir beobachten daher eine Abnahme der Körpertemperatur. Wenn (Hoppe) die Temperatur des Bades bedeutend niedriger ist, so tritt gleich von Anfang an ein Sinken der Temperatur ein, indem trotz der gesteigerten Reizung der sensibeln Hautnerven, trotz der Steigerung des Muskeltonus und dadurch der Wärmequellen eine Compensation der Wärmeverluste nicht erreicht wird. Hat dagegen die Temperatur des umgebenden Mediums eine gewisse Höhe, so ist die Perspiration nicht mehr im Stande, die im Körper producirte Wärme zu entfernen. Es tritt daher eine Zunahme der Körpertemperatur ein. Ist der Wärmegrad des Bades nicht viel geringer, wie der des Organismus, und findet demzufolge eine nur geringe Abkühlung statt, so tritt sofort eine pathologische Steigerung der Körpertemperatur ein, indem trotz der verminderten Reizung der sensibeln Hautnerven, trotz der Verminderung der physiologischen Ursache des Muskeltonus und dadurch der Wärmerzeugung die Verluste geringer sind, als das in der Zeiteinheit erzeugte Wärmequantum. Wie nach Durchschneidung der *vagi*, also nach Beseitigung des physiologischen Athmungsreizes, noch pathologische Muskelzuckungen durch die gesteigerte Kohlensäureanhäufung eintreten, so tritt nach Verminderung der Reizung der sensibeln Hautnerven, also nach Verminderung des physiologischen Reizes des Muskeltonus, noch eine pathologische Steigerung des Stoffwechsels ein durch die wachsende Temperaturerhöhung des Blutes und der Gewebe.

Der normale Muskeltonus des Gebornen wird unterhalten durch die in Bezug auf Wärme eintretende functionelle Restitution der Blutzellen in der Haut, und da hierdurch dem Bedürfniss des Körpers, eine bestimmte Höhe des Muskelstoffwechsels zur Aufrechterhaltung seiner Eigenwärme inne zu halten, Genüge geschieht, so würde der Muskeltonus vermindert werden, wenn nicht die Fortdauer der Wärmeverluste durch die Perspiration eine Fortdauer der Erregung der sensibeln Hautnerven, und dadurch eine Fortdauer der Höhe des Muskeltonus und des Muskelstoffwechsels aufrecht erhielte. Wird durch die Temperatur des umgebenden Mediums mehr Wärme entzogen, als der Muskelstoffwechsel produciert, so steigert sich die Reizung der sensibeln

Hautnerven, und der Muskeltonus muss zunehmen. Wird durch die Temperatur des umgebenden Mediums weniger Wärme entzogen, so vermindert sich die Reizung der sensibeln Hautnerven, und der Muskeltonus, der Muskelstoffwechsel, die Wärmeproduction muss abnehmen.

Wägen wir jetzt die Dignität der fünf veranlassenden Reize für die drei Circulationsapparate gegeneinander ab, so erkennen wir, dass die Perspiration der Haut als veranlassender Reiz des Muskeltonus die Höhe der anderen Reize bestimmt. Denn da die Höhe der anderen Reize abhängig ist vom Muskelstoffwechsel, dieser aber durch die Intensität der Perspiration, also durch die Einwirkung der Aussenwelt (Klima, Jahreszeit, Zone) wesentlich mit bestimmt wird, so sehen wir darin in Bezug auf die Entwicklung eine eclatante Bestätigung des Satzes: der Mensch ist das Product des Bodens, auf dem er gewachsen ist.

Was nun die Frage betrifft (Funke, Lehrbuch der Physiologie, Seite 506): Ist die Wärme des Körpers an sich für das Bestehen des Körpers, für das Zustandekommen und den normalen Ablauf gewisser vitaler Processe nothwendig, oder ist sie nur eine nothwendige, aber an sich bedeutungslose Folge der wesentlichen Processe, denen sie ihre Entstehung verdankt? so müssen wir die Beantwortung dahin präcisiren:

1) Die Wärme des Körpers ist an sich für die Fortdauer für das Bestehen des Organismus nothwendig;

2) sie ist im foetalen Leben eine nothwendige, aber an sich bedeutungslose Folge der Vorgänge, denen sie ihre Entstehung verdankt, des Muskelstoffwechsels;

3) sie ist nach der Geburt nicht nur eine nothwendige, sondern auch bedeutungsvolle Folge der Lebensprocesse, indem sie durch ihr Verschwinden als physiologische Reizung der sensibeln Hautnerven auftritt und dadurch die Intensität des Muskelstoffwechsels anpasst dem Wärmebedürfniss des Körpers, welches durch die klimatischen Verhältnisse der Atmosphäre bedingt wird.

§. 28.

Bei keiner Gelegenheit aber markirt sich die hervorragende Stellung, welche die functionelle Restitution der Blutzellen in der Haut unter den fünf veranlassenden Reizen der höheren Thierklassen einnimmt, so sehr, als wie bei der Vergleichung der Experimente, welche die physiologischen Reize unterdrücken, gleichviel, ob die Erregungsnerven, an denen die fünf Formen cellularer Thätigkeit wirken, durchgeschnitten werden, oder ob der physiologische Vorgang selbst vernichtet wird.

Wenn durch Ueberfirnissen die functionelle Restitution de

Blutzellen in der Haut beschränkt wird, so tritt, wie schon früher erörtert wurde, ein Sinken aller Lebensfunctionen ein. Beseitigen wir durch Durchschneidung der *vagi* die Einwirkung der functionellen Restitution der Blutzellen in den Lungen etc. auf die Ganglien, so tritt kein Sinken der Lebensfunctionen, sondern eine gewaltige Action der Musculatur der Circulationsapparate, des Athmens und der beiden Herzen ein.

Der Unterschied beider parallelen Experimente liegt darin, dass bei Unterdrückung der Perspiration eine physiologische Ursache des Muskeltonus wegfällt, dass bei Durchschneidung der *vagi* und gleichzeitiger Fortdauer des Muskelstoffwechsels durch die Kohlensäureanhäufung ein pathologischer Reiz für denselben entsteht. Bei Unterdrückung der Erregung der sensibeln Hautnerven sinkt der Muskelstoffwechsel, der Körper producirt weniger Kohlensäure, Endproducte der Albuminate und Wärme; dadurch sinkt

1) in Folge des weniger lebhaften Austausches zwischen den Muskelzellen und Blutzellen die Erregung der sensibeln Muskelnerven aller Körpermuskeln. Da diese dem nutritiven Circulationsapparat den physiologischen Reiz übermitteln, so sinkt mit der Abnahme der Erregung auch die Arbeitsgrösse desselben. Es sinkt

2) der Kohlensäuregehalt des die Pulmonalarterie durchströmenden Blutes, wodurch eine Verminderung der functionellen Restitution der Blutzellen, eine Abnahme der Reizung des Lungenvagus, eine Herabsetzung des veranlassenden Reizes der Athembewegungen erzeugt wird.

3) Es sinkt in Folge der Abnahme der Endproducte die Intensität der functionellen Restitution der Blutzellen in den Nieren. Dadurch wird eine Abnahme der Reizung der sensibeln Drüsennerven der Nieren hervorgerufen, die ihrerseits eine Abnahme der Leistung der besonderen Musculatur des linken Ventrikels bedingt.

Trotz der Unterdrückung der Perspiration finden noch erhebliche Wärmeverluste des Organismus statt, und der sinkende Muskeltonus ist nicht mehr im Stande, die Verluste zu decken. Die Abkühlung des Körpers schreitet vorwärts bis über die, je nach den Thierklassen verschiedene Grenze der Körperwärme, jenseits deren das Individuum nicht mehr existiren kann.

Es ist von den beregten fünf Formen cellularer Thätigkeit im foetalen Leben nur die eine, der Muskelstoffwechsel, vorhanden, und demzufolge ist auch nur ein Circulationsapparat, die gemeinsame Musculatur beider Ventrikel, in Thätigkeit. Da der foetale Muskelstoffwechsel aber hinter dem des Geborenen zurücksteht, so ist die Reizung der Erregungsnerven weniger stark und die Arbeitsgrösse des nutritiven Circulationsapparats steht

daher hinter seiner späteren Action zurück, was schon aus der hohen Anzahl der foetalen Herztöne hervorgeht (da mit der geringeren Reizung der Herzvagi auch ihre widerstandvermehrende Eigenschaft herabgesetzt wird).

§. 29.

Wenden wir uns jetzt zu dem Hergange bei der Geburt und versuchen wir die Veränderungen, welche die drei Circulationsapparate erleiden, zu schildern. Die erste Veränderung geht vor bei dem bis dahin schon thätigen nutritiven Circulationsapparat. Indem durch das Verlassen des Fruchtwassers und das Eintreten des Körpers in die Atmosphäre ein neuer physiologischer Reiz, die Perspiration, beginnt, wird die Erregung der sensibeln Hautnerven hervorgerufen. Diese, mit den Ganglien der Körpermusculatur verbunden, steigert den Muskeltonus und den Muskelstoffwechsel. Dadurch wird die Reizung der zur gemeinsamen Musculatur beider Ventrikel führenden Vagusfäden erhöht und der nutritive Circulationsapparat veranlasst, in weniger frequenten, aber desto intensiveren Contractionen grössere Blutmengen in das Aortensystem zu pressen. Da der Muskelstoffwechsel eine bedeutendere Höhe erreicht hat, so entsteht schon hierdurch ein asphyktischer Zustand des Kindes, auch wenn die Verbindung mit der Placenta noch vorhanden ist. Denn da der postfoetale Muskelstoffwechsel eine solche Menge Kohlensäure erzeugt, dass, um diese zu beseitigen, in der Zeiteinheit dieselbe Blutmenge durch Respirationscapillaren gehen muss, wie durch den ganzen Körper, das die Placenta durchströmende Blut aber nur einen Bruchtheil des ganzen Blutes ausmacht, so wäre auch eine gesteigerte Placentareirculation nicht mehr fähig, das Leben zu unterhalten. Es ist gar nicht nothwendig, die Asphyxie auf die Unterbrechung des Placentarkreislaufs zurückzuführen.

Die Action des nutritiven Circulationsapparats, dessen veranlassender Reiz physiologisch bereits erhöht worden war, wird nun zweitens gesteigert durch die pathologische Vermehrung seines consequativen Reizes, indem wegen der Kohlensäureanhäufung eine stärkere Reizung der sensibeln Nerven seiner eigenen Musculatur eintritt. Die Frequenz der Herzecontractionen, welche durch Steigerung des veranlassenden Reizes (in Folge der gleichzeitig widerstandvermehrenden Eigenschaft der *vagi*) abgenommen hatte, nimmt durch die Steigerung des consequativen Reizes wieder zu. Die Anhäufung der Kohlensäure steigert, so lange noch genügend Sauerstoff im Blute vorhanden ist, den Muskelstoffwechsel, indem der Austausch von Muskelzellen und Blutzellen gesteigert und eine erhöhte Reizung der sensibeln Muskelnerven erzeugt wird.

Die gleichen Störungen, welche die Kohlensäure an dem schon thätigen nutritiven Circulationsapparat hervorruft, treten auch bei den übrigen Körpermuskeln ein, und da die beiden bis dahin unthätigen Circulationsapparate, die Athmung und die besondere Musculatur des linken Ventrikels, ebenfalls aus Muskelzellen bestehen, so wirkt die Kohlensäure als pathologischer Reiz auch auf ihre sensibeln Muskelnerven stärker erregend ein.

Die Vorgänge, die wir jetzt zu beachten haben, ereignen sich an zwei Stromgebieten, den Nierenarterien und der Pulmonalis. Zwei physiologische Reize, die des nutritiven Circulationsapparats, sind vorhanden. Ausserdem wirkt die Kohlensäure pathologisch auf den Muskelstoffwechsel aller Körpermuskeln ein. Zur Kohlensäure gesellt sich als zweiter pathologischer Reiz (nicht des Muskelstoffwechsels, sondern der Nierenepithelien) die Anhäufung der Endproducte der Albuminate, Kreatin, Kreatinin, Leucin, Tyrosin, Harnsäure etc. Es fehlen noch drei physiologische Reize.

Ehe wir uns indessen zu den anderen Vorgängen wenden, gestatte man mir, noch einmal auf die Frage, „ob Sauerstoffarmuth, ob Kohlensäurereichthum“ zurückzugreifen.

Den wichtigsten Fortschritt auf diesem Gebiet hat Thiry gemacht. Er war der Erste, der die functionelle Restitution der Blutzellen erkannte, indem er constatirte, dass die chemisch gebundene Kohlensäure durch das Eintreten des Sauerstoffs entfernt werde.

Preyer und Holmgren haben festgestellt, dass der chemisch gebundene Theil der Kohlensäure durch Sauerstoff ausgetrieben werden könne. Fehlt der Sauerstoff in dem Medium, an dem die Blutzellen vorbeistreichen, so entweicht zwar ein Theil der freien Kohlensäure, aber der grösste Theil bleibt, an das Territorium der Blutzelle gebunden, zurück. Die Blutzellen kommen nur unvollständig restituirt, den foetalen Blutzellen ähnlich, in das Muskelgewebe, und erzeugen in diesem Zustand auf früher erörterte Weise eine gesteigerte Reizung der Endigungen der sensibeln Muskelnerven, steigern also auch pathologisch die consecutiven Reize der im Dienst des Organismus stehenden Circulationsapparate.

Es ist eine bekannte Thatsache, dass man in einer sehr kohlenensäurereichen Atmosphäre ohne die mindesten Beschwerden athmen kann, wenn nur noch ein bestimmtes Quantum Sauerstoff in der Einathmungsluft vorhanden ist. Wir sind sogar durch die Versuch von Wilhelm Müller in den Stand gesetzt, den Sauerstoffgehalt der Atmosphäre zu bestimmen, innerhalb dessen eine ungestörte Athmung vor sich gehen kann. Die Thatsache, dass auf hohen Bergen bei starker Luftverdünnung noch eine unge-

hinderte Respiration, eine ungehinderte functionelle Restitution der Blutzellen möglich ist, obschon die Menge des in der Zeiteinheit inspirirten Sauerstoffs bis auf die Hälfte und noch tiefer gesunken ist, beweist zwar an sich schon, dass der Blasebalg des respiratorischen Circulationsapparats bei gewöhnlichem Luftdruck eine mehr als genügende Thätigkeit entwickelt; indessen haben die Versuche Wilhelm Müllers die Grenze festgestellt, bei der eine functionelle Restitution der Blutzellen noch möglich ist. Die zu den Versuchen angewandten Thiere athmen durch Quecksilberventile. Sie beziehen die Einathmungsluft aus einem grossen, durch Quecksilber abgesperrten Glasgefäss, und entleeren die Ausathmungsluft in die Atmosphäre. Im vierten Versuch der 1. Reihe besteht das Gasgemenge aus Stickstoff und Sauerstoff, und der Sauerstoffgehalt beträgt 7,53 %. Die Athemzüge waren sehr tief. Ein Procentgehalt von 7,53 reicht nicht mehr aus, eine vollständige functionelle Restitution der Blutzellen zu bewirken, was schon daraus hervorgeht, dass nach Beendigung des Versuches rasche und energische Athemzüge stattfinden; eine Erscheinung, die die Richtigkeit meiner im 2. Heft Traube gegenüber gestellten Behauptung beweist, dass der *vagus* nicht durch Kohlensäure physiologisch erregt werde. Wenn bei einem Gasgemenge von 7,53 % Sauerstoff nur eine mangelhafte functionelle Restitution der Blutzellen eintritt, welche sich in der Steigerung consecutiver Reize durch ausserordentlich tiefe und ausgiebige Athemzüge kundgibt, so enthält das in die Pulmonalis zurückkehrende Blut mehr Kohlensäure als gewöhnlich. Dennoch ist die Reizung der *vagi* vermindert, weil nicht der Kohlensäuregehalt des Lungenarterienblutes, sondern die functionelle Restitution der Blutzellen, abhängig von der Anwesenheit genügenden Sauerstoffs, die physiologische Ursache der Vagusreizung ist. Ganz dieselbe Erscheinung, aus derselben Ursache hervorgegangen, beobachten wir bei der Halsbräune; v. Niemeyer, Lehrbuch der speciellen Pathologie und Therapie 1868, Seite 21: „Die Athemzüge sind auffallend gedehnt und lang gezogen, und in Folge dessen selbstverständlich viel weniger frequent, als bei andern dyspnoetischen Zuständen, z. B. bei Pneumonien, bei welchen die Inspirationsmuskeln keinen abnormen Widerstand zu überwinden haben.“

Es findet sowohl bei Respiration eines Gasgemenges von 7,53 % als auch bei mangelhafter Erneuerung der Lungenluft, welche eine unvollkommene Restitution zur Folge haben, trotz der vermehrten Kohlensäure eine Verminderung der Vagusreizung statt, womit natürlich auch die tonisirende, oder widerstandvermindernde Eigenschaft des Lungenvagus nachlässt und die Athemzüge seltener aber tiefer werden. Nach Beendigung des Versuches, wo bei ungehindertem Zutritt der Atmosphäre eine voll-

kommene functionelle Restitution der Blutzellen wieder eintritt, und wo trotz abnehmendem Kohlensäuregehalt die Reizung des *vagus* steigt, athmet das Thier sehr rasch und energisch, weil mit der Zunahme der Vagusreizung auch die widerstandvermindernde Eigenschaft des Lungenvagus vergrößert worden. Beim folgenden Versuch fand bei einem Gasgemenge von 14,85 % Sauerstoff eine vollständige functionelle Restitution der Blutzellen statt, d. h. es traten keinerlei dyspnoetische Erscheinungen ein. Es liegt daher der Gehalt der Atmosphäre an Sauerstoff, bei dem eine Fortdauer des Lebens möglich ist, zwischen 7,43 und 14,85.

Die entgegenstehenden Versuche Traube's sind gar nicht beweiskräftig; denn erstens athmen die Thiere nicht selbstständig. Es wird vielmehr durch das künstliche Einblasen des Gasgemenges die circulatorische Thätigkeit der Athmung vernichtet, also auch eine Verlangsamung des Kreislaufs hervorgerufen. Zweitens erleiden eine geringe Anzahl Blutzellen nicht allein eine functionelle Restitution, sondern es wird dem Blute auch noch freier Sauerstoff oder freie Kohlensäure künstlich beigemischt, so dass man nie wissen kann, ob man es mit Unterdrückung cellularer Vorgänge, oder mit pathologischer Steigerung derselben zu thun hat, und wie viel von den Erscheinungen auf Rechnung des einen oder des anderen zu setzen ist.

Man kann nach dem oben Angeführten noch in einer kohlen-säurereichen Atmosphäre existiren, ohne dass der Sauerstoffgehalt derselben entsprechend gesteigert ist. Es ergibt sich die Dyspnoe nicht aus dem Verschwinden des Sauerstoffs aus dem Blute, sondern aus der Anwesenheit der auf den Muskelstoffwechsel pathologisch wirkenden Kohlensäure. Nun liegen zwar einige Experimente vor, aus denen man einen entgegengesetzten Schluss ziehen könnte. Oeffnet man nämlich einem Thiere die Brusthöhle (Traube), durchsticht die Lungen vielfach mit einer Nadel und bläst nun atmosphärische Luft oder Sauerstoff durch die *Trachea* ein, so entweichen die Gase aus den gemachten freien Oeffnungen und die dyspnoetischen Erscheinungen verschwinden. Dieselben dauern jedoch fort, wenn statt des Sauerstoffs, Stickstoff oder Wasserstoff durch die Lungen getrieben wird.

Wenn man einem Thiere die Brusthöhle geöffnet hat, so hat man durch Lähmung des respiratorischen Circulationsapparats eine Blutverlangsamung geschaffen, die unmittelbar Dyspnoe zur Folge haben muss. Dabei ist es ziemlich gleichgültig, ob die Blutzellen functionell restituirt sind, oder nicht. Selbst wenn eine vollständige functionelle Restitution eintritt, z. B. bei künstlicher Respiration mit Luft oder Sauerstoff, müssten in Folge der Circulationsverlangsamung die dyspnoetischen Erscheinungen, wenn

auch weniger intensiv, wie bei der künstlichen Respiration mit Stickstoff oder Wasserstoff, fortbestehen. In beiden Versuchen werden aber dem Blute mechanisch Gase beigemischt. Der Unterschied zwischen denselben liegt nur darin, dass Stickstoff und Wasserstoff im Blute unfähig sind, die cellularen Vorgänge zwischen Muskel- und Blutzellen zu unterdrücken, während freier Sauerstoff, wie früher ausgeführt, wohl dazu im Stande ist.

Jede Modification des normalen Muskelstoffwechsels hat eine Veränderung der consecutiven Reize zur Folge, die man nicht auf spezifische Reizung nervöser Centralorgane durch diesen oder jenen Stoff zurückführen darf. Stoffe, welche Störungen in den normalen Lebensprocessen veranlassen, dürfen nach dem Vorgange von Frerichs in der Lehre von der Urämie nur als pathologische Reize aufgefasst werden.

Von der Anwesenheit des Sauerstoffs hängt der Grund der Leistungsfähigkeit und Erregbarkeit der Apparate ab, aber eine Abnahme desselben ist nicht als Reiz zu betrachten. Es giebt keine Sauerstoffdyspnoe. Ebenso wenig ist es der stetig wachsende Sauerstoffmangel, der uns zwingt, energische Athembewegungen zu machen, wenn wir die Respiration durch den Willen sistirt haben. In Folge des willkürlichen Stillstandes des respiratorischen Circulationsapparats entsteht eine Blutverlangsamung, in Folge dieser eine stärkere Reizung der sensibeln Muskelnerven. Diese Steigerung der Erregung der sensibeln Muskelnerven, welche wir als Athemnoth empfinden, erreicht schliesslich eine solche Höhe, dass auch die stärkste Willenskraft nicht ausreicht, den Uebergang der Reizung von den Ganglien der Athemmuskeln auf die motorischen Nerven zu verhindern.

Bei Reizung des *laryngeus* hoben wir hervor, dass, wenn das Diaphragma zur Ruhe gebracht ist, und die Reizung längere Zeit dauert, plötzlich der durch den *laryngeus superior* erzeugte Widerstand durchbrochen wird und eine mächtige Contraction der Inspiratoren erfolgt, und dass hierauf die Athmung eine Zeit lang verstärkt fort dauert. Ebenso sehen wir nach der Einwirkung des Willens ähnliche Erscheinungen auftreten. Der respiratorische Circulationsapparat pumpt in tiefen und energischen Actionen Blut durch die Lungen, bis die im Körper angehäuften Kohlensäure fortgeschafft ist. Kann aber eine functionelle Restitution der Blutzellen nicht eintreten, so findet eine fortwährende Steigerung der Reizung der sensibeln Muskelnerven statt; ein Muskel nach dem andern nimmt an der Athmung Theil. Jede Athmung aspirirt gewaltige Blutmassen aus dem rechten Ventrikel; jede Expiration, mit grosser Muskelkraft ausgeführt, bewirkt eine plötzliche Drucksteigerung in der Pulmonalarterie. Die Athmungs-

breite der Capillaren kann für die gesteigerte Circulation nur ungenügend hergestellt werden; Serum tritt in die Alveolen, capillare Zerreissungen, Blutungen finden statt; das acute Lungenödem, die nothwendige Folge der Erstickung, da der respiratorische Circulationsapparat zu stark arbeitet, beschränkt die functionelle Restitution der Blutzellen noch mehr. Unter der gewaltigen Muskelaction ermüden dann endlich die Centren, und da der Sauerstoff, welcher zur Unterhaltung der Leistungsfähigkeit nothwendig ist, immer mehr abnimmt, der pathologische Reiz des Muskelstoffwechsels aber, so lange gleichzeitig noch Sauerstoff vorhanden ist, immer höher steigt, so wird die Athmung durch Erschöpfung der Centren schwächer und erlischt zuletzt; das ist die Erstickung. Der grosse Blutreichthum der Lungen, die Anhäufung des Blutes in dem ganzen Stromgebiet der Pulmonalis beweist, dass der mächtigste Circulationsapparat dem vergeblichen Bestreben, ein Product des Muskelstoffwechsels, zu dessen Entfernung er da ist, wegzuschaffen, erlegen ist. Ist einem Thiere die Brusthöhle geöffnet, so dass die Lungen den Bewegungen des Thorax und Zwerchfells nicht folgen können, so fehlen natürlich die Zeichen des acuten Lungenödems und der capillaren Zerreissung. Wir sehen also beim Erstickungstode eine Verminderung der Reizung des Lungenvagus und eine Verstärkung der Erregung der sensibeln Muskelnerven. Der erste Athemzug entsteht nun allein durch Steigerung der Reizung der sensibeln Muskelnerven, ohne den Lungenvagus.

§. 30.

Sofort beim Erscheinen des Kindes in der Luft tritt die Perspiration ein. Diese erhöht den Muskelstoffwechsel, der seinerseits die Ansprüche an die Respiration steigert, so dass eine, wenn auch noch intacte Placentarrespiration denselben nicht genügen kann. Es muss daher in kürzester Zeit der pathologische Reiz des Muskelstoffwechsels, die Kohlensäure, eine so grosse Höhe erreichen und eine solche Erregung der sensibeln Muskelnerven veranlassen, auf welche die Ganglien reflectorisch nur mit rhythmischen Entladungen reagiren können. So werden die sensibeln Muskelnerven des secretorischen Circulationsapparats stärker gereizt und zwingen die Ganglien zu Reflexzuckungen. Die sonst aus dem linken Ventrikel in die Aorta einströmende Blutmenge wird vergrössert; es passieren demnach die Aorta nicht nur die durch die gesteigerte Action des nutritiven Circulationsapparats, sondern auch die durch den secretorischen getriebe-

nen Blutmassen. *) Mit dieser Steigerung des Aortendruckes gehen im Stromgebiet der Nierenarterien Veränderungen vor sich, die die Entstehung eines neuen physiologischen Reizes nach sich ziehen. Das Gefässnetz der Nieren besteht aus zwei Abtheilungen, von denen die eine, die Ernährungsgefässe, nichts mit der Function der Nieren zu thun haben, so wenig, wie die Bronchialarterien irgend einen Einfluss auf die Function des Respirationsapparats ausüben. Die zweite grössere Abtheilung der Nierengefässe treten als Arterienstämmchen in die gleich zu erwähnenden Malpighischen Kapseln ein, bilden dort ein Wundernetz, einen *glomerulus*, aus dem sich die Aestchen wieder in ein Stämmchen in das *vas efferens* vereinigen, welches dünner wie das zuführende Gefäss ist. Die absondernden Zellen der Nieren sind die Epithelien der Harncanälchen. Jedes Harncanälchen nimmt seinen Anfang in der Rindensubstanz der Nieren aus einer blasigen Anschwellung, den genannten Malpighischen Kapseln, von denen jede einen *glomerulus*, d. h. eine Verzweigung und Wiedervereinigung eines Arterienstämmchens enthält. Nach der Wiedervereinigung in dem ausführenden Gefäss löst sich das Arterienstämmchen zum zweiten Male auf, und zwar in wirkliche Capillaren, welche besonders die *tubuli contorti*, die in der Rindensubstanz der Nieren verlaufenden gewundenen Anfänge der Harncanälchen, in dichten Netzen umspinnen. Die Existenz des *glomerulus*, die Enge des *vas efferens* und die dann folgende Auflösung in Capillaren zeigt, dass das Blut, welches durch diese Gefässe strömt, sehr grosse Widerstände zu überwinden hat. Das Blut kann nicht in die Capillaren gelangen, ohne beim Passiren der *glomeruli* einen grossen Theil des Serums zu verlieren. Dieses Serum gelangt in die Kapseln und dann in die Harncanälchen. So wenig wie nun der nutritive Circulationsapparat im Stande ist, eine grosse Blutmenge durch die foetalen Lungen zu treiben, sondern das Blut nach der Seite des geringeren Widerstandes, durch den *ductus arteriosus Botalli* in die Aorta sendet, so wenig ist der nur durch den mässig stark arbeitenden nutritiven Circulationsapparat entstehende foetale Aortendruck im Stande, das Blut in die *glomeruli*, die functionellen Gefässe der Nieren, zu pressen. Das Blut dringt nur in die Ernährungsgefässe des Körpers, und in die Umbilicalarterien. Wenn aber nach der Geburt nicht nur die Action des nutritiven Circulationsapparats steigt sondern auch die der besonderen Musculatur sich hinzuge-

*) In diesem Moment, bei schon bestehender Perspiration, bei schon vorhandener Thätigkeit des als ausgebildet angenommenen (1. Heft, Seite 13 Zeile 3 von unten) secretorischen Circulationsapparats, und noch vorhandener Placentarcirculation beginnen die Deductionen des 1. Hefts dieser Kritischen Beiträge.

sell, und noch dazu durch Unterbrechung des Placentarkreislaufs die Anzahl der Abzugswege für das Blut der Aorta vermindert werden, so erreicht der Aortendruck eine Höhe, der die *glomeruli* nicht widerstehen können. Sie füllen sich stark mit Blut, und da hohe Widerstände zu überwinden sind, so tritt Serum in die Kapseln und Harneanälchen. Beide, die bis dahin mit ihren Wandungen aneinander gelegen haben, füllen sich mit transsudirter Flüssigkeit, welche ebenso wie das jetzt in die Capillaren des *vas efferens* eindringende Blut nicht nur durch den an sich hohen Gehalt, sondern in Folge des gesteigerten Muskelstoffwechsels noch erhöhten Gehalt an Endproducten, reich an den Stoffen ist, welche aus der Abnutzung der Albuminate hervorgehen. Sowie die Endproducte der Albuminate mit den Nierenepithelien zusammenkommen, beginnt die Harnstoffbereitung, die andauernde physiologische Reizung des secretorischen Circulationsapparats, die functionelle Restitution der Blutzellen in den Nieren. Die zur besonderen Musculatur des linken Ventrikels führenden Vagusfäden werden gereizt, die erste physiologische Action des secretorischen Circulationsapparats setzt ein und pumpt grosse Blutmassen in die Aorta. Die nothwendige Folge des gesteigerten Muskelstoffwechsels, die abnorme Anhäufung der Endproducte beseitigt damit sich selbst, indem die energische Thätigkeit der Nierenepithelien reflectorisch eine starke Drucksteigerung der Aorta und der Nierenarterien hervorruft. Die abnorme Anhäufung der Endproducte ist rasch verschwunden.

In ganz ähnlicher Weise verhalten sich die aus dem Verdauungsapparat stammenden Vagusfäden des secretorischen Circulationsapparats. Sowie die Nahrungsmittel mit den drüsigen Apparaten in Verbindung treten, beginnt die secretorische Thätigkeit des Verdauungsapparats und die Erregung der zweiten Abtheilung der zur besonderen Musculatur führenden Vagusfäden setzt ein; die physiologische Thätigkeit des secretorischen Circulationsapparats, welche durch die andauernde Einwirkung der aus den Nieren stammenden Erregungsnerven in Permanenz besteht, wird vorübergehend gesteigert und der secretorische Circulationsapparat pumpt grössere Blutmengen in die Aorta, um durch die Drucksteigerung den Arterien des Verdauungsapparats eine grössere Blutmenge zuzuführen. Sind die Nahrungsmittel assimiliert, ist die functionelle Restitution der Blutzellen in Bezug auf neue Stoffe erfolgt, so stellen die Drüsen des Verdauungsapparats ihre Thätigkeit ein; der transitorische Reiz des secretorischen Circulationsapparats lässt nach und mit ihm die Steigerung des Aortendrucks, „das Verdauungsfieber.“

In Folge der nach der Geburt eingetretenen Action nimmt der secretorische Circulationsapparat in den ersten Wochen an

Stärke zu, so dass bald die Wand des linken Ventrikels, bestehend aus der Wand des nutritiven und secretorischen Circulationsapparats, die Wand des rechten Ventrikels, an welcher nur der nutritive Circulationsapparat sich betheiligt, zwei bis dreimal an Stärke übertrifft.

§. 31.

Der fünfte physiologische Reiz ist, wie schon erwähnt, die functionelle Restitution der Blutzellen in den Lungen. Die Kohlensäureanhäufung, welche den secretorischen Circulationsapparat pathologisch in Thätigkeit treten liess, dadurch den Aortendruck steigerte, die Passirbarkeit der Wundernetze herstellte und so den andauernden physiologischen Reiz für den secretorischen Circulationsapparat in der functionellen Restitution der Blutzellen in den Nieren ermöglichte, dieselbe Ursache, die Kohlensäure, ruft die ersten Zuckungen am Thorax hervor.

Die Lungen sind zwei elastische, ein doppeltes Canalsystem enthaltende Säcke. Das eine Canalsystem communieirt durch die *trachea* mit der Aussenwelt und enthält verzweigte Röhren mit endständigen Bläschen, Alveolen, deren Wände durch hervorspringende Leisten vielfach ausgebuchtet sind. Das zweite, das Canalsystem der Lungenarterie, verbreitet sich so zwischen das andere, dass die Capillaren des Bluteanalsystems die endständigen Bläschen des Luftcanalsystems umspinnen.

Da das Gewebe beider Canalsysteme elastisch ist, so werden sowohl die Wände der Luftcanäle und Alveolen, als auch die Wände der Bluteanäle aneinander gedrückt (die Lungen sind atelectatisch). Nur eine geringe Blutmenge strömt durch eine geringe Anzahl Capillaren, um das Lungengewebe zu ernähren. Selbst wenn der Blutdruck der Pulmonalarterie im Foetus noch höher wäre, so sind die in den Lungen zu überwindenden Widerstände so gross, dass der rechte Ventrikel nur wenig Blut hindurehführen könnte, da er nicht nur die Elasticität der Blutröhren und des elastischen Lungengewebes zu überwinden, sondern auch noch den der Lunge eng anliegenden Thorax zu erweitern hätte. Ehe nicht der Thorax durch Muskelzug erweitert ist, kann der rechte Ventrikel sein Blut nicht durch die Pulmonalcapillaren bringen. Aber selbst dann würde der Transport durch die Blutröhren nur spärlich ausfallen, weil die Elasticität des Lungengewebes und der Pulmonalgefässe mit ziemlicher Kraft die Lungen eng zusammengepresst erhalten würde, wie ja bei eintretendem Pneumothorax zu sehen ist. Um daher die Elasticität des Luftcanalsystems zu paralysiren, und die Elasticität der Pulmonalgefässe zu ermässigen, sind die Lungen in den Thorax so eingefügt, dass zwischen ihrer äusseren Oberfläche und dem

Pleuraüberzug des Thorax keine Luft sich befindet und nicht hindringen kann. Der Zug des sich erweiternden Brustkorbes muss sie daher, der Elasticität der Blut- und Luftröhren entgegenwirkend, über ihr natürliches Volumen, die beiden Canalsysteme über ihre natürliche Weite und Länge entfalten. Die Zunahme der Canalsysteme an Länge und Weite muss ausgefüllt werden, und dieselben sind daher, so lange die Lungen dem Thorax anliegen, während des Lebens stets mit Blut und Luft gefüllt. Die Erweiterung und Verlängerung der Pulmonalgefässe hebt einen grossen Theil der Widerstände auf, welche dem rechten Ventrikel entgegenstehen, und er ist daher nach der Geburt im Stande, sein Blut durch die Pulmonalarterie zu treiben, da selbst in der Respirationspause die Vagusreizung, wie ich im 2. Heft zeigte, einen andauernden Tonus der Athemmuskeln unterhält, der stark genug ist, den Thorax in der Expirationsweite zu fixiren, ohne ihn auf die focale Weite zurücksinken zu lassen. *)

*) Da nicht nur das Doppelcanalsystem der Lungen, sondern auch Herz und die grossen Gefässe zur Ausfüllung des Thoraxraumes beitragen müssen, so werden auch Herz und Gefässe über ihr natürliches Volumen ausgedehnt und stärker mit Blut gefüllt, als sie es unter anderen Umständen sein würden. Dies gilt besonders von den nachgiebigeren Theilen, den Venenstämmen und Vorkammern. Man hat nun diesem auch auf den Venen des Thorax lastenden negativen Druck, der ja andauernd vorhanden ist, unter dem Namen Aspiration des Thorax eine wichtige Rolle bei der Blutbewegung zuertheilt. Dieser negative Druck soll eine permanente Ansaugung des Blutes in den Thorax hinein bewirken. Diese Ansaugung soll bei der Inspiration gesteigert, bei der Expiration auf die gewöhnliche Höhe zurückgeführt werden.

Ich kann das nicht einschen. — Bei der ersten Erweiterung des Thorax findet eine einmalige andauernde Erweiterung und Verlängerung der nachgiebigen Gefässe statt, sowohl ausserhalb der Lungen, als innerhalb. Hat in Folge der Erweiterung und Verlängerung aber einmal die Füllung stattgefunden, so hört das weitere Ansaugen auf. Bei der Inspiration erweitern und verlängern sich die *Venae cavae*, Vorhöfe etc. wiederum; bei der Expiration verengern und verkürzen sie sich um dieselbe Grösse. Es findet daher keine permanente Aspiration von Seiten der Venenstämmen statt, sondern die bei der Inspiration eingetretene Zunahme an Blut wird bei der Expiration durch eine ebenso starke Abnahme wieder ausgeglichen. Die durch die grossen Gefässstämmen ausgeführte Aspiration des Thorax hat auf die Schnelligkeit der Circulation auch nicht den mindesten Einfluss. Wie man dieser Aspiration der grossen Gefässstämmen eine solche Wichtigkeit beilegen kann, ist mir unverständlich. Der respiratorische Circulationsapparat, die Saug- und Druckpumpe der Athmung, die Gefässe *intra pulmones* haben einen grossen Einfluss auf den venösen Blutstrom. Das centrale Ende einer durchschnittenen Vene saugt bei der Inspiration weniger deshalb Luft ein, weil sich die grossen Venen erweitern, sondern weil in Folge der Füllung des respiratorischen Circulationsapparates ihnen eine enorme Blutmenge entzogen wird.

Der negative Druck kann nur bei Verschluss der Stimmritze aufgehoben und in einen positiven verwandelt werden, indem der Druck innerhalb der Lungen den einer Atmosphäre erheblich übersteigen muss.

Die in den Alveolen enthaltene Luft tritt in Verkehr mit den Blutzellen, welche die die Alveolen umspinnenden Capillaren passiren. Die functionelle Restitution hat nun für die Alveolenluft einen Verlust an Sauerstoff und eine Aufnahme von Kohlensäure im Gefolge, welche dieselbe bald für eine functionelle Restitution neuer ankommender Zellen unbrauchbar macht.

Durch die Diffusion der Gase kann zwar ein schichtweiser Austausch zwischen der Alveolenluft und den höher liegenden Luftschichten eintreten, der sich bis in die Atmosphäre fortsetzt. Ob dieser Austausch zu langsam geschieht, um den Gaswechsel des Blutes zu unterhalten, das ist die Frage.

Wenn die Athmung, die 21 % Sauerstoff einführt, nach den classischen Untersuchungen Wilhelm Müllers auch noch bei etwas über 8 % Sauerstoff ausreichend ist, so ist es offenbar eine Luxusthätigkeit des Blasebalgs, dass er so oft arbeitet; die notwendige mechanische Wechsellung der Luft ist mehr als verdoppelt. Wenn, wie Traube meint, die Lungen Blasebälge sind, wenn die Blasebälge doppelt so oft arbeiten, als sie nöthig haben, so müsste man über diese nutzlose Vergeudung von Muskelkraft erstaunen. Die regelmässige Erweiterung und Verengung der Lungen richtet sich nicht nach dem Bedürfniss der Alveolenluft, sondern sie richtet sich nach der geringeren oder grösseren Anzahl Blutzellen, welche durch die Athembewegungen an der Alveolenluft vorbeigeführt und dort functionell restituirt werden sollen.

Wenn ein Emphysem (oder, um von Manchen besser verstanden zu werden) ein *Volumen pulm. auctum* besteht, so ist die Elasticität der Lungen verringert, die Excursionsfähigkeit der beiden Canalsysteme ist vermindert. Um dem Bedürfniss des Blasebalgs, des Luftcanalsystems, zu genügen, ist sie aber nicht nur noch ausreichend, sondern noch zu luxuriös; eine erhöhte Action der Athemmuskeln ist nicht notwendig; wohl aber muss sie eintreten, weil der respiratorische Circulationsapparat bei der geringeren Excursionsfähigkeit der Canalsysteme nicht mehr ausreichend Blut in den linken Vorhof schaffen kann; desshalb muss der Athmungsapparat häufiger pumpen; desshalb entsteht Kurzathmigkeit.

Wenn bei Klappenfehlern des linken *Ostium venosum* eine Stauung des davorliegenden Stromgebietes eintritt, so hat von beiden Canalsystemen das eine, die Luftröhren, zwar seine Excursionsfähigkeit behalten; das zweite, das Blutcanalsystem, hat

Ferner tritt eine bedeutende Stauung in den Venen auch ohne Schluss der Stimmritze und ohne Action der Exspiratoren ein durch einfache willkürliche Sistirung des respiratorischen Circulationsapparats, weil dann der kleine Kreislauf nur noch durch eine Pumpe von geringer Kraft, den rechten Ventrikel, besorgt wird.

durch die strotzende Füllung der Venen und Capillaren seine Erweiterungsfähigkeit zum Theil verloren. Der Blasebalg arbeitet mit Luxusthätigkeit; aber trotzdem tritt auch hier Kurzathmigkeit ein, weil der respiratorische Circulationsapparat häufiger pumpen muss, um dem linken Vorhof die genügende Blutmenge zuzuführen. (Vergleiche hierüber die Deductionen von Dr. Guttman, Berliner Klinische Wochenschrift 1867.)

Wenn durch ein pleuritiches Exsudat, oder ein pneumonisches Infiltrat etc., ein Theil der Lungen seine Excursionsfähigkeit verloren hat, so haben beide Canalsysteme gelitten. Wenn das verkleinerte Canalsystem der Luftröhren, der Blasebalg, ruhig fortarbeitet, so würde in den meisten Fällen die Erneuerung der Alveolenluft nicht nur ausreichend, sondern noch zu luxuriös sein. Eine erhöhte Action der Athemmuskeln dürfte nur selten erforderlich werden; wohl aber tritt sie immer ein und muss immer eintreten, weil der respiratorische Circulationsapparat bei der verringerten Anzahl der Blutcanäle nicht mehr ausreichend Blut in den linken Vorhof hineinschaffen kann. Desshalb muss der Circulationsapparat häufiger pumpen; desshalb entsteht Kurzathmigkeit, die, wenn die Verminderung der Blutcanäle zu erheblich ist, zu Dyspnoe und acutem Lungenödem führt; das acute Lungenödem ist nicht als collateralc Fluxion aufzufassen.

Da die Lungen luftdicht in den Thorax eingefügt, jeder Bewegung des Brustkorbes und des Zwerchfells folgen müssen, so veranlasst jede Inspiration eine Erweiterung der Blutcanäle.

(Vergleiche: über die Anwendung der Wellenlehre etc., Berliner Klinische Wochenschrift 1867.)

Diese nach zwei Seiten hin stattfindende räumliche Ausdehnung bewirkt eine Zunahme des Blutgehalts. Diese Zunahme beträgt nach meiner Berechnung annähernd $4 \times \frac{2}{3}$ der Blutmenge, welche eine Systole des linken Ventrikels in die Aorta presst.

Wenn man es für nützlich gehalten hat, die vitale Capacität der Lungen, den Volumenunterschied des Luftgehaltes in den möglichst gefüllten und den möglichst entleerten Lungen zu bestimmen, so erscheint es ungleich wichtiger, die „Athmungscapacität“ der Blutcanäle, den Unterschied zwischen der möglichsten Füllung und möglichsten Entleerung des Strombettes der Pulmonalarterie zu ermitteln, sowie

- 2) das rückständige Blut, den Blutgehalt der Pulmonalgefäße, im Zustande stärkster Expiration;
- 3) den Blutgehalt der Lungen im Zustande gewöhnlicher Inspiration;
- 4) den Unterschied zwischen beiden Grössen, das Reserveblut, sowie

5) den Unterschied im Blutgehalt bei gewöhnlicher und tiefer Inspiration, das Ergänzungsblut.

Ich kann es mir nicht versagen, als Contrast zu meinen Anschauungen eine Definition des Respirationsapparats aus einem ganz neuen Lehrbuch der Physiologie herzusetzen:

„Die Lunge kann man nach Bau und Function als eine acinöse Drüse mit gasförmiger Secretion betrachten, deren Ausführungsgang die *Trachea* ist.“

Wenn nach der Geburt bei der gesteigerten Action der beiden Herzpumpen der Druck in der Aorta steigt, im *ductus arteriosus Botalli* und der Pulmonalarterie zunimmt, so drängen die Blutmassen mit grosser Gewalt auf das zusammenliegende Strombett der Pulmonalgefässe. Da es aber noch nicht entfaltet ist, so gelingt es dem nutritiven Circulationsapparat nicht, die Blutmenge, welche er durch den *ductus Botalli* in die Aorta trieb, jetzt durch die Pulmonalis zu pressen. Anders aber gestalten sich die Dinge, wenn die pathologische Contraction der Brustmuskeln den Thorax erweitert hat; denn da keine Luft zwischen Thorax und Lungen eindringen kann, so muss die Erweiterung des Brustraumes durch Blut und Luft ausgefüllt werden. Indem so der äussere Druck der Blutcanäle abnimmt, kann der nutritive Circulationsapparat Blut in die Capillaren treiben; und da gleichzeitig auch in die Luftcanäle, in die Alveolen ein sauerstoffhaltiges Medium gedrungen ist, so beginnt unter dem Einfluss des in der Alveolenluft befindlichen Sauerstoffs die functionelle Restitution der passirenden Blutzellen, die physiologische Reizung des *vagus* entsteht und mit ihr die erste physiologische Action des respiratorischen Circulationsapparats, welche grosse Blutmassen aus dem rechten Ventrikel ansaugt und dem linken Vorhof zuführt. Die nothwendige Folge des nach der Geburt gesteigerten Muskelstoffwechsels, die Kohlensäure, beseitigt damit sich selbst, indem die energische functionelle Restitution des mit Kohlensäure schwer beladenen Blutes in den Lungen reflectorisch (durch den *vagus*) durch abwechselnde Erweiterung und Verengerung des Thorax eine Druckverminderung der Pulmonalarterie und dadurch einen gesteigerten Bluttransport erzwingt. Die abnorme Anhäufung der Kohlensäure ist bald verschwunden.

In Folge der eingetretenen Action nimmt auch die Musculatur des respiratorischen Circulationsapparats, wie des secretorischen in den ersten Wochen an Stärke zu.

§. 32.

Athmen und Leben sind im Munde des Volkes identische Begriffe, denen man von wissenschaftlicher Seite aus nicht den Stillstand der Athmung, sondern den Stillstand des Herzens als

schliessliche Ursache des Todes entgegengestellt hat. Als Grund hierfür führt man an, dass die Leistung jedes Organs an die Zufuhr sauerstoffhaltigen Blutes gebunden sei, und dass diese durch das Herz bewirkt werde. Der Stillstand desselben sei daher zugleich eine der wichtigsten Todesursachen.

Indem ich mich der Volksanschauung: Athmen - Leben, anschliesse, werde ich versuchen, die Richtigkeit derselben zu beweisen.

Als Typus des Todes, als physiologischen Tod, betrachtet man den durch Alterschwäche, welcher seine Entstehung der im Alter abnehmenden Leistungsfähigkeit sämtlicher Organe verdankt.

Wenn die Leistungsfähigkeit abnimmt, wenn der Muskelstoffwechsel sinkt, die Erregbarkeit der Centren nachlässt, so müssen begreiflicher Weise die im Dienst des Muskelstoffwechsels stehenden drei Circulationsapparate ihre Thätigkeit herabsetzen. Es fragt sich nun, ob die Herabsetzung der Arbeitsgrösse der drei Circulationsapparate ungehindert vor sich gehen kann, oder ob die Herabsetzung eine gewisse Grenze nicht überschreiten darf, ohne diesen oder jenen Apparat an jeglicher Action zu behindern. Wenn wir die Abnahme der Leistungsfähigkeit des Organismus als allgemeine entferntere Ursache des Todes hinstellen, so muss als unmittelbare Todesursache, als entscheidendes Moment, der Stillstand desjenigen Circulationsapparats betrachtet werden, der zuerst leidet und dessen zuerst behinderte Arbeitsgrösse eine Beschleunigung der Paralyse der anderen Apparate unmittelbar nach sich zieht und so das Ende der übrigen Lebensprocesse direct im Gefolge hat. Es ist nun leicht zu beweisen, dass es die Saug- und Druckpumpe der Athmung ist, welche zuerst erlahmt. Der respiratorische Circulationsapparat vermag nicht mehr dem linken Ventrikel die nöthige Anzahl functionell restituirter zelliger Elemente zuzuführen, um trotz der Herabsetzung der Leistungen der Musculatur dem Sauerstoffbedürfniss des Körpers Genüge zu thun. Die Circulationsverlangsamung des Blutstroms nimmt zu; eine stärkere Reizung der Endigungen der sensibeln Muskelnerven erfolgt und damit eine vorübergehende pathologische Steigerung der Athem- und Herzthätigkeit.

Aber die Leistungsfähigkeit der Apparate ist durch die pathologische Steigerung der Reizung der sensibeln Muskelnerven bald erschöpft; die Arbeitsgrösse sinkt, welche wiederum in Folge gleich zu schildernder Verhältnisse den respiratorischen Circulationsapparat zuerst trifft.

Eine noch mehr verminderte Zufuhr functionell restituirter Blutzellen zum linken Ventrikel ist die Folge, und mit der immer zunehmenden Langsamkeit des Blutstroms erlischt die Functionsfähigkeit der Ganglien des respiratorischen Circulationsapparats

(siehe unten) zuerst, während die Ganglien der Herzpumpen erst in zweiter Linie erlahmen. Das ist der normale Verlauf des Todes, der auch bei intacten Lungen eintritt.

Das erste, absolut sichere Zeichen des bevorstehenden Endes ist das eintretende Missverhältniss zwischen der Anzahl der Athemzüge und der Herzcontractionen. Während die Anzahl der Athemzüge sinkt, steigt die Anzahl der Pulse.

Denn indem die Leistungsfähigkeit der Apparate abnimmt, äussert sich dieselbe unmittelbar in den Erregungsnerven der drei Circulationsapparate.

Da nun die Erregungsnerven der Athmung zugleich eine widerstandvermindernde Eigenschaft haben, so muss bei der geringeren Erregung die auf der Bahn des Lungenvagus und den sensibeln Muskelnerven der Inspiratoren ankommende Reizung eine grössere Höhe erreichen, um einen Athemzug zu veranlassen.

Da die Erregungsnerven der beiden Herzpumpen zugleich widerstandvermehrend wirken, so kann die auf den Herzvagi und den sensibeln Nerven der Herzmusculatur ankommende Reizung bereits früher als normal eine Contraction veranlassen. Die Athemzüge werden seltener, aber energischer, die Herzactionen frequenter, aber weniger intensiv. Diese Herabsetzung der Arbeitsgrösse aller drei Circulationsapparate hat eine immer zunehmende allgemeine Circulationsverlangsamung im Gefolge, und damit kommen wir zu dem zweiten wichtigen Symptom:

dem Lungenödem.

Indem alle Venen des Körpers gefüllter, alle Arterien leerer werden, findet durch die Stauung in den Venen eine Erweiterung der Capillaren statt. In gleichem Maasse sinkt daher die Erweiterungsfähigkeit derselben. Wenn dieser Umstand in Bezug auf die Capillaren des grossen Kreislaufs, bei denen, wie wir durch die schönen, auf der Klinik des Herrn Geheimrath Frerichs angestellten Beobachtungen Quinke's (Berliner Klinische Wochenschrift 1868) wissen, nach jeder Systole eine Erweiterung mit nachfolgender Verengung erfolgt, weniger ins Gewicht fällt, so tritt er um so bedeutender bei dem Stomgebiet hervor, dessen eine Pumpe, der rechte Ventrikel, bereits eine Blutmenge liefert, welche die Capillaren zwingt, ihre normale Weite andauernd inne zu halten; und dessen zweite Pumpe, die Athmung, wenn sie Blut in den linken Vorhof schaffen will, dies nur dadurch erreichen kann, dass mit jedem Athemzug die Capillaren weit über ihren gewöhnlichen Durchmesser (um die Athmungsbreite, vergl. 1. Heft) erweitert werden.

Weil nun bei einer durch zunehmende Circulationsverlang-

samung eintretenden Stauung in den Venen und Capillaren die Erweiterungsfähigkeit der Capillaren sinkt, so leidet diejenige Blutpumpe zuerst, welche nur auf die Erweiterungsfähigkeit angewiesen ist, das ist der respiratorische Circulationsapparat. Es sinkt demnach die Anzahl der in der Zeiteinheit die Lungen-capillaren passirenden Elemente. Die unmittelbare Folge davon ist eine rasche Circulationsverlangsamung im grossen Kreislauf. Wir sehen also von den beiden Röhrensystemen der Lungen, den Blut- und Luft-Canälen, bereits das erste in mangelhafter Leistung, während die Blasebalgthätigkeit des zweiten ungehindert fortbesteht.

Da nun der die Muskelcapillaren passirende Blutstrom eine rasche Verminderung seiner Schnelligkeit erleidet, so ist der Austausch zwischen Muskelzellen und Blutzellen vorübergehend lebhafter, eine stärkere Reizung der sensibeln Muskelnerven erfolgt und mit dieser eine vorübergehende Steigerung der Action aller drei Circulationsapparate. Während die Athmung grössere Blutmassen ansaugt, versucht jede Expiration die Pulmonalarterien zu entleeren. Die Behinderung der Erweiterungsfähigkeit der Lungen-capillaren und Venen lässt aber nur geringe Blutmengen in die Pulmonalvenen gelangen. Jede Expiration bringt eine grosse Drucksteigerung in den Aesten der Lungenarterie und Capillaren hervor, es erfolgt bei jener Expiration ein flüssiger Erguss in die Alveolen, der immer zunehmend, jenes Kochen auf der Brust, jenes Rasseln zur Folge hat, das man als Todesröcheln bezeichnet.

Mit dem Eintreten des Lungenödems ist aber die functionelle Restitution der schon verringerten zelligen Elemente behindert und der bis dahin intacten Exursionsfähigkeit des Luftcanalsystems ein Hinderniss gesetzt. Auch das zweite Canalsystem der Lungen ist in seiner Function beeinträchtigt, und zur Verminderung der Anzahl der zelligen Elemente gesellt sich noch eine mangelhafte functionelle Restitution derselben. Damit sinkt die Reizung des Vagus noch mehr und neben seiner erregenden auch seine widerstandvermindernde Eigenschaft.

Die Reizstärke in den Ganglien des Athmungscentrums muss eine erheblich bedeutendere Höhe erreichen, um durchbrechen zu können. Nur in langen Pausen erfolgt eine tiefe Inspiration.

Unter der immer geringeren Sauerstoffzufuhr und der immer rascher sinkenden Erregung der Lungenvagi nimmt die Entladungsfähigkeit ab und die Reizung der Ganglien des respiratorischen Circulationsapparats ist, obschon noch vorhanden, nicht mehr stark genug, um noch eine Zuckung zu veranlassen. Der letzte Athemzug hat stattgefunden.

Der Zustand der inneren Organe in diesem Stadium ist folgender: Die Pulmonalvenen und Körpervenen sind strotzend gefüllt. Während die Erregung der Ganglien des Respirationsapparats in Folge der zu starken Abnahme der widerstandvermindernden Eigenschaft des Lungenvagus, obschon noch stattfindend, nicht mehr stark genug ist, um eine Zuckung zu veranlassen (vergleiche Rosenthal Vagus, Capitel XII), so ist die Erregung der Ganglien der beiden Herzpumpen, da in Folge der Abnahme des Reizes ihrer widerstandvermehrenden Erregungsnerve der Widerstand, welcher der Entladung entgegensteht, sinkt, noch hinlänglich stark genug, um Contractionen zu erzeugen, und die Herzpumpen pulsiren in frequenten, aber ohnmächtigen Zuckungen fort. Da aber am kleinen Kreislauf nur noch die rechte Herzhälfte des nutritiven, am grossen die linke Hälfte des nutritiven und der secretorische Circulationsapparat fortarbeitet, so ist die Blutmenge, welche aus dem rechten Ventrikel in die Lungen getrieben wird, kleiner, als die, welche der linke Ventrikel in die Aorta presst. Demzufolge müssen die Pulmonalvenen immer leerer, die Körpervenen immer gefüllter werden; da die Arterien nun nach dem Tode durch die Wirkung ihrer Elasticität sich in die Venen entleeren, so sehen wir in der Leiche wenig Blut in den Pulmonalvenen, dem linken Vorhof, dem linken Ventrikel, der Aorta, während die vor den Lungencapillaren liegenden Stromgebiete, Lungenarterie, rechter Vorhof, rechter Ventrikel und beide *Cavae* strotzend mit Blut gefüllt sind.

Es liegt also der Grund des Endes in der in Folge des Sinkens der Leistungsfähigkeit des Organismus zuerst am Respirationsapparat eintretenden Behinderung des Blutkreislaufs. Athmen ist Leben, und schon Rosenthal sagt (*Vagus* Seite 114): „Man muss sehr geneigt sein, diese allmähliche Abnahme der Athmung als die schliessliche Ursache des Todes anzusehen, welcher ja auch dann unfehlbar in kurzer Zeit einzutreten pflegt, wenn der Eintritt entzündlicher Erscheinungen in den Lungen ganz vermieden wird.“

S c h l u s s .

Fassen wir nun die gewonnenen Resultate kurz zusammen.

Es galt zuerst mit Albrecht von Haller gegen Traube nachzuweisen, dass die Ventilationswirkung des Respirationsapparats eine erst in zweiter Linie stehende sei, und dass seine Hauptwirkung am kleinen Kreislauf in seiner circulatorischen Thätigkeit liege. Diese Thatsache bildete die Basis aller weiteren Deductionen.

Dann versuchten wir zu zeigen, dass die physiologische Ursache der Respiration nicht in der directen Reizung durch Stoffe liege, sondern dass cellulare Vorgänge den veranlassenden physiologischen Reiz der Athmung erzeugen. Zu dem veranlassenden Reiz, den wir gegen Traube und mit Marshall Hall und Brachet auf der Bahn des *vagus* verlaufend nachwiesen, gesellte sich der consecutive, der in der Musculatur selbst entstehend, auf der Bahn der sensibeln Muskelnerven der Inspiratoren zu den Ganglien geleitet wird.

Wir mussten uns dann zu den physiologischen Reizen im Allgemeinen wenden, um einen Weg zu finden, auf dem sich der Tonus der Expirationsmuskeln, die bei vielen Thieren stattfindende active Expiration und der Umstand erklären liess, dass die active Expiration nach der Contraction der Inspiratoren erfolgt. Wir fanden die physiologischen Reize in den cellularen Vorgängen, denen vier Eigenschaften innewohnen:

- 1) dass sie proportional der Energie des Stoffwechsels sind;
- 2) dass sie mit den Centren durch centripetale Fäden verbunden sind;
- 3) dass sie veränderungsfähig sind;
- 4) dass sie compensationsfähig sind.

Diesen Eigenschaften entsprechen fünf Vorgänge, der Muskelstoffwechsel, die Perspiration der Haut, die secretorische Thätigkeit der Drüsen des Verdauungsapparats und der Nieren, und der Lungengaswechsel.

Da die Perspiration reflectorisch auf den Muskelstoffwechsel wirkt und dieser, sowie die Thätigkeit des Verdauungsapparats und der Nieren als physiologische Reize anderer Apparate verwandt wurden, so blieb uns für den Respirationsapparat nur die functionelle Restitution der Blutzellen in den Lungen übrig.

Da nur zwei Balnen bekannt sind, von denen aus eine Einwirkung auf die Expiratoren möglich ist, der Lungenvagus und der *laryngeus superior*, an den Endigungen des *laryngeus superior* sich kein als physiologischer Reiz verwerthbarer cellularer Vorgang nachweisen liess, ein Tonus der Expiratoren, eine active Expiration (bei vielen Thieren) aber besteht, so mussten wir die functionelle Restitution der Blutzellen in den Lungen gegen Rosenthal und mit Budge als Ursache der activen Expiration und als Ursache des Tonus der Expiratoren ansehen.

Wir fanden ferner, dass der *laryngeus superior* 1) mit den Ganglien der Inspiratoren, nicht mit denen der Expiratoren verbunden sein müsse. Denn eine wechselnde Form der Erregung konnten wir einer einzigen Bahn nicht zuschreiben. 2) Dass er nicht erregend, sondern, wie Rosenthal angegeben, allein widerstandvermehrend wirke. Wir verglichen seine Thätigkeit mit

der Wirksamkeit eines Dampfvertheilungsschiebers einer Dampfmaschine.

Waren wir zu dem Schluss gekommen, dass der Lungen-vagus ausser der Inspiration auch die active Expiration anrege, so blieb uns noch die Frage zu lösen, warum die active Expiration nach der Inspiration stattfände, und in welcher Weise die Ganglien der Exspiratoren mit dem Lungenvagus verknüpft seien. Da wir in vielen Fällen nach Vagusdurchschneidung, besonders in den späteren Stadien sahen, dass nach der langen Pause zuerst die active Expiration vor der Inspiration stattfand, so führte uns dies zu der Vermuthung, dass die Direction für den abwechselnden Rythmus verloren gegangen sein müsse, dass ferner, da es an erregenden Kräften für die Ganglien auch nach Durchschneidung der *vagi* nicht mangle, diese Regulirung nur in der widerstandvermindernden Eigenschaft des *vagus* zu suchen sei.

Da nach durchschnittenen *vagis* der Widerstand in den Athmungsganglien steigt und in solchen Fällen das Nebenwerk der Athmung, die active Expiration, oft vor dem Hauptwerk arbeitet, so verglichen wir mit dieser pathologischen Erscheinung die physiologische Thatsache, dass dieselbe Aufeinanderfolge bei den Herzpumpen normal ebenfalls vorliegt. Da die Erregungsnerven der Herzpumpen widerstandvermehrend wirken, so fanden wir hierin die Erklärung dafür, dass das Nebenwerk der Herzpumpen, die Vorhöfe, sich normal vor dem Hauptwerk contrahiren. Wie wir nun bei den Herzpumpen zu der Annahme gezwungen wurden, dass die Ganglien der Vorhöfe durch intercentrale Fäden mit den Ganglien der Kammern verbunden seien und von diesen aus secundär erregt würden, so konnten wir bei der Athmung, wo in Folge der localen Verhältnisse das parallele Experiment nicht ausführbar ist, dieselbe Annahme machen und kamen so zu dem Schluss, dass die Ganglien der Exspiratoren durch intercentrale Fäden mit denen der Inspiratoren verbunden seien; und dass dieselben, weil sie nur einen Theil der Reizstärke des *vagus* erhalten, in Folge des geringeren Antheils an der widerstandvermindernden Eigenschaft des Lungenvagus erst nach den Inspirationsganglien entladungsfähig würden.

Schon Schiff und Moleschott hatten zu beweisen versucht, dass die Herzvagi die Erregungsnerven seien.

Durch seinen berühmten Klopfversuch hatte Goltz gezeigt, dass ein Theil der Vagusfäden im Verdauungsapparat seinen Ursprung habe, indem durch Reizung derselben das Herz in *diastole* stehen blieb. Bernstein hatte constatirt, dass das „Vaguscentrum“ reflectorisch erregt werden müsse, und auf den verschiedensten Seiten hatte man mit grosser Zähigkeit daran festgehal-

ten, dass bei Schrumpfung eines Theils der Nieren der linke Ventrikel hypertrophire. Ludwig hatte gezeigt, dass beide Herzkammern eine gemeinsame Museulatur und der linke Ventrikel ausserdem seine eigene besitze.

Hieran anknüpfend suchten wir, uns nun zu dem Bau der Herzen wendend, aus der Entwicklungsgeschichte und der vergleichenden Anatomie nachzuweisen, dass das als Einheit betrachtete Herz in anderem Sinne als Doppelorgan aufzufassen sei, als in den Lehrbüchern und den Hörsälen gelehrt wird. Wir zeigten, dass das einfache Herz der Fische, der nackten Amphibien identisch sei mit der gemeinsamen Museulatur beider Ventrikel und nicht mit der rechten Herzhälfte der höheren Thiere, dass dagegen bei den höheren Thierklassen in diesen einfachen Herzen, welches bei den nackten Amphibien schon zwei Vorhöfe besitzt, sich ein zweites Herz bilde, was mit dem ersten in einem bestimmten Zusammenhang steht. Dasselbe besitzt einen Vorhof, der mit dem linken Vorhof des vorigen allseitig verwächst, während sein Ventrikel nur mit der linken Hälfte des nutritiven Circulationsapparats verflochten ist.

Durch diese Zweitheilung des Organs konnten wir zeigen, dass vor der Geburt nur der äussere Circulationsapparat thätig sei, nach der Geburt erst der innere seine Function beginne. Da vor der Geburt eine Thätigkeit des Verdauungsapparats und der Nieren, also zwei der genannten fünf physiologischen Reize, noch nicht vorhanden sind, so ging daraus hervor, dass die Erregungsnerven der besonderen Museulatur des linken Ventrikels aus den Abdominalorganen stammten, worin uns der Goltz'sche Klopfversuch und die Hypertrophie des linken Ventrikels bei Nierenschrumpfung bestärkte. Das innere Herz bezeichneten wir daher als secretorischen Circulationsapparat. Für die gemeinsame Museulatur beider Ventrikel blieb uns so nur der Muskelstoffwechsel, der das Ernährungsbedürfniss des Körpers repräsentirt, übrig; wir bezeichneten ihn daher als nutritiven Circulationsapparat.

Wir zeigten, dass die Eigenschaften der Erregungsnerven der drei Blutpumpen eine nothwendige Folge der Construction der Apparate seien, dass der Lungenvagus widerstandvermindernd, die Herzvagi widerstandvermehrend wirken müssten, und aus diesem Grunde nicht allein die active Expiration nach, die Vorhöfe vor der Contraction der Hauptmuskeln arbeiteten, sondern auch nothwendiger Weise bei starker Reizung ein Tetanus der Inspiratoren dem Stillstand des Herzens in *diastole* entgegenstehe.

Die Schwierigkeit unserer Situation lag darin, dass der nutritive Circulationsapparat seine halbe Arbeitsgrösse abgiebt an den

kleinen Kreislauf, aus dem er keine Erregungsnerven bezieht; der secretorische Circulationsapparat, der nach der Geburt am grossen Kreislauf zunächst den Ausfall der halben Arbeitsgrösse des nutritiven zu decken hat, ehe er die Organe, aus denen er seine Erregungsnerven bezieht, Nieren und Verdauungsapparat mit Blut versorgen kann, ist daher nach der Geburt die Hauptpumpe des grossen Kreislaufs; der respiratorische Apparat, wenn auch Hauptpumpe des kleinen Kreislaufs, bezieht seine Erregungsnerven aus dem ganzen Stromgebiet der Pulmonalarterie. Man sieht aus diesen complicirten Verhältnissen, dass für unsere reine Experimentalphysiologie es überaus schwierig ist, die betreffenden Erscheinungen physiologisch richtig zu deuten; dazu bedarf es der Zuhülfeziehung der vergleichenden Physiologie und Anatomic, sowie des foetalen Kreislaufs.

Daran reihten sich Besprechungen über thierische Wärme, Geburt und Tod.

Was die Wärme anbelangt, so zeigten wir, dass sie eine nothwendige, vor der Geburt unwichtige, nach der Geburt bedeutungsvolle Folge der Lebensprocesse ist.

Stellen wir die Wärme mit den anderen Producten des Stoffwechsels zusammen, so ergibt sich:

1) Die Production von Kohlensäure, von Endproducten der Albuminate, von Wärme ist vor der Geburt eine nothwendige, aber an sich bedeutungslose Folge des Muskelstoffwechsels.

2) Kohlensäure, Endproducte und Wärme sind nach der Geburt nicht nur eine nothwendige, sondern auch bedeutungsvolle Folge des Muskelstoffwechsels, indem

a) das Verschwinden der Kohlensäure durch den eintretenden Sauerstoff als physiologischer Reiz eines neuen Circulationsapparates, der Athmung,

b) das Verschwinden der Endproducte durch die Harnstoffproduction in den Nieren und der Stoffersatz im Nahrungsschlauch als physiologischer Reiz eines zweiten neuen Circulationsapparats, der besonderen Musculatur des linken Ventrikels, und

c) das Verschwinden der Wärme durch die Perspiration als ein neuer physiologischer Reiz des Muskelstoffwechsels auftritt.

Ehe wir zu den Vorgängen bei der Geburt übergangen, ventilirten wir nochmals die Frage von der Dyspnoe, ob Sauerstoffmangel? ob Kohlensäurereichthum? und verfolgten die Veränderungen an den Stromgebieten der Pulmonalis und der Nierenarterien. Der nutritive Circulationsapparat blieb nur mit seiner halben Arbeitskraft am grossen Kreislauf thätig; die andere Hälfte

diente zur Unterstützung des an den Lungen arbeitenden neuen Circulationsapparats.

Der grosse Kreislauf, nur die halbe Blutmenge des nutritiven Circulationsapparats empfangend, wird durch die beginnende Thätigkeit des secretorischen Circulationsapparats entschädigt, der nicht allein den Verlust des nutritiven für den Muskelstoffwechsel, also für die Nutrition des ganzen Körpers deckte, sondern auch noch grosse Blutmassen durch die Gefässe der Abdominalorgane, Nieren und Verdauungsapparat presst. Diese beginnen jetzt ihre Thätigkeit, das eine Organ, die Nieren andauernd, das zweite, der Nahrungsschlauch periodisch.

Nachdem wir das in Thätigkeittreten der neuen Apparate verfolgt hatten, wandten wir uns zum Aufhören ihrer Thätigkeit, zum Tode. Wenn man bis dahin die schliessliche Todesursache im Stillstand des Herzens gesucht hatte, so war, da der Tod durch Mangel an Blutzufuhr schliesslich erfolgt, so lange gegen diese Auffassung nichts einzuwenden, als man das Herz als einzigen Circulationsapparat betrachtete. Wohl hatte J. Rosenthal sich zu der Annahme hingeneigt, dass das Aufhören der Athmung die schliessliche Todesursache sei. Rosenthal, der den Sauerstoffmangel als schliessliche Todesursache richtig bezeichnet, sagt schon auf Seite 13 seines Werkes: „Aber diese Steigerung wird eine anhaltende nur sein können, wenn eben durch die gesteigerte Thätigkeit dem Blute gerade genug Sauerstoff zugeführt werden kann.“ Durch die Lähmung der Athmung werden dem linken Vorhof zwar unvollständig restituirte, aber was erheblich wichtiger ist, viel weniger zellige Elemente zugeführt. So lange man die Athmung als Blasebalg auffasste, war die Idee Rosenthal's nicht zu halten. Erst seitdem wir die Blasebalgtheorie beseitigt und die Athmung als Circulationsapparat hingestellt hatten, konnten wir die Frage prüfen, welcher von den drei Circulationsapparaten in Folge abnehmender Leistungsfähigkeit des Organismus zuerst seine Thätigkeit einstellen und consecutiv die Paralyse aller Apparate mit grosser Schnelligkeit herbeiführen müsste. Wir zeigten, dass nicht allein durch die Beschaffenheit der Erregungsnerven, sondern auch durch die eigenthümlichen Verhältnisse des Stromgebietes, an dem die Athmung stattfindet, der respiratorische Circulationsapparat zuerst erlahmt, dass der Tod also nicht durch den Herzstillstand, sondern durch die Sistirung der Athmung erfolge, dass Leben und Athmen identisch sind.

Druckfehler.

II. Heft.	Seite 18,	Zeile 15	v. u. lies Palpitationen.
III. Heft.	" 28,	" 11	v. u. lies Stoffwechsel statt Sfoffwechsel.
	" 33,	" 14	lies Athemmuskeln statt Ahemmuskeln.
	" 42,	" 20	v. u. lies Bauchmuskeln statt Brustmuskel
	" 43,	" 2	lies dennoch statt demnach.
	" 45,	" 25	lies Katzen statt Kaninchen.
	" 54,	" 14	lies nur statt unter.
	" 57,	" 23	lies Entwicklungsanfänge.
	" 57,	" 27	lies „Körperarterie“.